ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

11

НОЯБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И.В.Румянцева.* Технический редактор *Л.А.Ванькаева*
Корректоры *Г.Д.Адейкина, Н.И.Журавлева* и *Г.А.Самаковская*

Сдано в набор 11.08.92. Подписано к печати 15.02.93. Формат бумаги $70\times100^1/16$
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.82.
Усл. кр.-отт. 14.14. Уч.-изд. л. 16.77. Тираж. 1508. Тип. зак. 2198. С 365

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.331.2:582.672.2

J.R. Rowley[1]

POLLEN OF *CERCIDIPHYLLUM* (*CERCIDIPHYLLACEAE*)

Дж.Р.РАУЛИ. ПЫЛЬЦА *CERCIDIPHYLLUM* (*CERCIDIPHYLLACEAE*)

The rate of exine development in microspores of *Cercidiphyllum japonicum* is unusual. The thickness of tectum, bacules, and footlayer increases gradually throughout the entire free microspore period rather than, as is common in other taxa, developing suddenly immediately following the callosic tetrad period.

The size and shape of the three apertures was uniform throughout development and in fresh mature pollen seen using phase- and differential interference-contrast microscopy. The unequal size of apertures, the character for which the pollen is perhaps best known, seems to obtain only after the pollen is dried. Thereafter expansion of the apertures and their subsequent contraction were frequently unequal. Although in practical application the apertures actually appear unequal, the fault is not in the overall genetic architecture of apertures but, seemingly, in the arrangment of substructures across apertures in a manner like Venetian blinds.

As seen in TEM sections the exine structure of apertures differs greatly from that of interapertural sectors. The surface of the two zones, as seen with scanning electron microscope or light microscope are, however, difficult to distinguish without the structural information provided by transmission electron microscope sections.

B.Swamy and I.Bailey (1949 : 187) wrote in their paper on *Cercidiphyllum* that, «The role of the palynologist should be to provide significant and helpful data rather than to attempt to dictate solutions to the difficalt problem of a putative phylogenetic series upon their own terms». I agree with this advice but none-the-less part of the excitement of the *Ranales, Alismatales, Ginkgoales* and so on, rests upon a feeling that in such plants we may be privileged to learn a little of intermediate or abandoned modes of development and form.

If there is a generalization that can be applied to plants thought to be primitive, we might expect them, in the words of L.Money, I.Bailey and B.Swamy (1950 : 372), «...to show great morphological, anatomical, and probably physiological variation within the individual». G.Erdtman (e.g., 1952, 1969) pointed out that apertures of pollen of *Cercidiphyllum* may vary both in size and shape. The usual observation is that one of the three apertures is shorter than the others; such apertures may be described as poroid or leptomoid.

Gunnar Erdtman's interest in the Jurassic sporomorph *Eucommiidites troedssonii* Erdtman and the pollen of *Eucommia* and *Cercidiphyllum*, all of which frequently show unequal apertures, and his extensive observations have provided us with a rather definitive list of taxa with pollen showing distinctively pleomorphic apertures (Erdtman, 1952). Later Erdtman (1969 : 86) added to this list some pollen of *Hamamelidaceae, Fagaceae* and *Juglandaceae*, notably *Euptelea plecosperma* Hook.f et Thoms. R.Wodehouse (1935) reported a leptomoid area on the distal face of pollen of *Juglans* and *Carya.* Even with the addition of *Commelinantia anomala* (Torr.) Tharp (*Tinantia anomala* C.B.Clark) (Rowley, Dahl, 1962; Poole, Hunt, 1980) the list of pollen grains having distinctively pleomorphic apertures is not long.

[1] Botany Department, Stockholm University, S-191 06 Stockholm, Sweden.

Materials and Methods

The first collections of *Cercidiphyllum* were made with Gunnar Erdtman (*C. magnificum* Nakai) in the Gothenburg Botanical Garden (Plate, *6* is from this collection) and on the campus of the University of Lund, Sweden. Except for Plate, *6*, the collections used for this study are of *Cercidiphyllum japonicum* Siebold. et Zucc. from trees on the campus of the University of Massachusetts. Buds dissected to expose the anthers were fixed in 1% glutaraldehyde in 0.05 M cacodylate-HCl buffer at pH 7.6 brought to an osmolality of 230 M-mol/kg with glucose. Following dehydration with acetone the anthers were embedded in Epon-Araldite.

Results and Discussion

In *C. japonicum* an exine template is formed in both apertural and interapertural regions. Initially the pretectum was about 10 nm thick and essentially continuous. In regions of future colpi probacules were only about 30 nm in height; they increased gradually in height to about 150 nm interaperturally. The future footlayer was only about 10 nm thick and continous only in the interapertural zones; near apertures it became discontinuous, then dissappeared entirely beyond the extended taper of the aperture margin.

Plate, *1—5* show examples of exines from early free microspore period (*1*) through to mature pollen (*5*). The micrographs in the first four figures are at the same magnification to emphasize the gradual increase in exine thickness through to the time of microspore mitosis. The exine of apertures and interaperture sectors is distinct from the proexine period but by microspore mitosis (*4*) the distinction becomes pronounced (the aperture margin is indicated by asterisks).

An endexine forms during the microspore vacuolate period (*2*). An exine oncus forms in apertures and an onciform zone elsewhere (*3*). The oncus and onciform zone is distinct at microspore mitosis and there is no intine (*4*). In mature pollen the oncus and onciform zone is compacted, appearing as a dark line in *5*.

While not printed at equivalent magnification Plate, *6—8* further emphasize the gradual increase in exine thickness. These figures also illustrate the great increase in apertural distinctiveness that occurs from the early microspore period (*7*) through the microspore vacuolate period (*6*) to just prior to microspore mitosis (*8*).

The endexine «lamellations» are actually tubules and in apertures they are preferentially orientated equatorially, across apertures like Venetian blinds (Plate, *9*). In sections cut from pole to pole many of the endexine tubules show circular profiles (Plate, *10*).

In spite of the marked distinction between exine form in apertural and interapertureal sectors the two zones can be difficult to destinguish in SEMs as is evident in Plate, *11*; a copy of a figure from J.Walker (1974). The actual margin of the seemingly short aperture in Plate, *11* is seen as a subtile change in exine form considerably above the indentation of the «short» aperture (see drawing in Plate, *12*). The stared sketch adjacent to Plate, *11* was redrawn from Erdtman (1952: Fig. 54); it illustrates a grain having a short aperture. Pollen grains from mature but undehisced anthers look like Plate, *13a* in polar view. When such grains are air dried they like pollen from dehisced anthers look in polar view like Plate, *13b*. When once dried grains are expanded it is common for part of one or more apertures, usually an end, to fail to fully expand (Plate, *13c, 13d*). Then when grains are caused to contract (e.g., dried) it is common that apertures will not infold equally (see *11, 12, 13c*).

Conclusions

The thickness of all portions of the exine increase very gradually during the microspore period in *Cercidiphyllum*; this is very unusual amoung the taxa so far studied.

During development and in fresh mature pollen there are no indications of unequalness amoung apertures on individual pollen grains. After pollen has been air dried then apertu-

res are frequently unequal both during expansion and subsequent contraction. Suppositiously the Venetian blind-like equatorial orientation of endexine lamellations (tubules) may be a reason for unequal aperture expansion and contraction. According to this thinking the templates for the three apertures are similar, it is the substructural components of the opening and closing systems that are subject to malfunction following air drying.

LITERATURE CITED

Erdtman G. Pollen Morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. 539 p. — *Erdtman G.* Handbook of Palynology. Copenhagen: Munksgaard, 1969. 486 p. — *Money L.L., Bailey I.W., Swamy B.G.L.* The morphology and relationships of the *Monimiaceae* // J. Arnold Arbor. 1950. Vol. 31. P. 372—404. — *Poole M.M., Hunt D.R.* Pollen morphology and the taxonomy of the *Commelinaceae*: An exploratory survey. American *Commelinaceae*: VIII // Kew Bull. 1980. Vol. 34. P. 634—660. — *Praglowski J.* The pollen morphology of the *Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae* and *Eupteleaceae* with reference to taxonomy // Pollen et Spores. 1975. Vol. 16. P. 449—467. — *Rowley J.R., Dahl A.O.* The aperture of the pollen grain in *Commelinantia* // Pollen et Spores. 1962. Vol. 4. P. 221—232. — *Swamy B.G.L., Bailey I.W.J.* The morphology and relationships of *Cercidiphyllum* // J. Arnold Arbor. 1949. Vol. 30. P. 187—210. — *Walker J.W.* Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. P. 1112—1137. — *Wodehouse R.P.* Pollen grains. N.Y.: McGraw-Hill Book Co., 1935. 574 p.

Stockholm University
Sweden

Received 18 VI 1991

РЕЗЮМЕ

Процесс развития экзины у микроспор *Cercidiphyllum japonicum* весьма необычен: толщина тектума, бакул и подстилающего слоя увеличивается постепенно в течение всего свободноспорового периода, тогда как для других видов обычным является скачкообразное утолщение этих структур сразу после завершения каллозного тетрадного периода.

С помощью фазовой и дифференциальной интерференционно-контрастной микроскопии установлено, что размер и форма всех трех апертур одинаковы в течение развития и в свежих зрелых пыльцевых зернах. Неодинаковый размер апертур (черта, благодаря которой пыльца этого вида, вероятно, хорошо известна) образуется, по-видимому, уже после того, как пыльцевые зерна становятся сухими. После этого расширение и последующее сокращение апертур часто бывают неравными. Хотя на практике апертуры фактически кажутся неравными, причина этого не в генетически обусловленной архитектонике, а, видимо, в устройстве субструктурных апертур наподобие штор жалюзи.

На ультратонких срезах видно, что структура экзины в области апертур значительно отличается от таковой в неапертурных районах. Однако поверхность обеих зон при наблюдении в сканирующем электронном и световом микроскопах трудно различить, не имея структурной информации, которую предоставляет исследование срезов в трансмиссионном электронном микроскопе.

УДК 581.331.2:582.542.2

В.Ф.Тарасевич

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *CAREX* (*CYPERACEAE*)

V.F.TARASEVICH. PALYNOLOGICAL STUDY OF THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*)

Показано, что осоковые являются специфической группой, обладающей особым типом пыльцевых зерен, псевдомонадой, имеющей весьма специализированную экзину. Она представлена 2-слойной тектатно-колумеллятной эктэкзиной с полностью редуцированным подстилающим слоем и эндэкзиной, состоящей из редких, тонких, коротких ламелл, расположенных под утолщенными основаниями колумелл.

Исследование пыльцевых зерен 30 видов осок показало, что у них проявляется сильная изменчивость признаков в пределах одного и того же вида. Поэтому выявить критерии для выделения типов и сравнения их с таксономическим делением рода не удалось. Высказывается точка зрения на существование гибридизационных процессов в роде *Carex* и сем. *Cyperaceae* в целом, способствовавших как образованию псевдомонады — весьма оригинального типа пыльцевых зерен, так и появлению большого числа видов. Установлено, что имела место не только межвидовая, но и межродовая гибридизация. Палеопалинологические данные свидетельствуют о расцвете осоковых в четвертичное время.

Род *Carex* L. является самым крупным по объему в семействе осоковых. Он охватывает около 2000 видов, имеющих широкое географическое распространение и произрастающих в разных экологических условиях. Представители его — в основном ветроопыляемые растения.

Палинологически род *Carex* изучен весьма слабо. Изображения и краткие описания пыльцевых зерен отдельных видов можно найти в некоторых морфологических работах (Куприянова, 1948; Заклинская, 1950; Erdtman, 1952), а также в разных пыльцевых флорах (Selling, 1947; Cranwell, 1953; Мамонтова, 1971; Тарасевич, 1983; и др.).

Морфология пыльцевых зерен осоковых, а также способ их образования свидетельствуют о том, что семейство в целом является специфической группой видов, обладающих особым типом пыльцевых зерен — псевдомонадой. Псевдомонады *Carex* имеют яйцевидную, пирамидальную или коническую форму; их широкая часть в той или иной степени заполнена протопластом. Между экзиной и протопластом располагается интина, особенно мощная в области узкого конца (табл. II, *6*). Число апертур варьирует от (4) 5 до 6 (7). В центре широкого конца располагается пора, боковые апертуры могут быть поровыми или (реже) бороздовидными.

Необычным является расположение пыльцевых зерен в пыльниках: зерна выстилают полость пыльника одним слоем, образующим цилиндр. При этом широкий конец пыльцевого зерна, где находится пора, обращен наружу. Это показано K.-L. Huynh (1975) в работе, посвященной развитию пыльцевых зерен осоковых (СМ), где дана схема их расположения в пыльнике. Нами приводится срез пыльника, подготовленного по стандартной методике и заключенного в смолу, на котором отчетливо видно расположение пыльцевых зерен (рис.1).

Как известно, псевдомонада осоковых — это редуцированная тетрада, в которой в процессе формирования три микроспоры отмирают и развивается лишь одно пыльцевое зерно; его оболочка и является общей оболочкой тетрады. Эта особенность нашла отражение в названии оболочки: она была названа Л.А.Куприяновой (1956)



Рис. 1. Расположение пыльцевых зерен в пыльнике *Carex siderosticta* (СЭМ).

синэкзиной и отнесена к группе эктэкзинных слоев. Изучение ультраструктуры экзины с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) показало, что она имеет особенности, отличающие ее от экзин многих других покрытосеменных. Микрофотографии срезов через оболочку некоторых родов *Cyperaceae* имеются в нескольких работах (Dunbar, 1973; Meyer, Jaroshevskaya, 1976; Nilsson et al., 1977; Hesse, 1980). Развитию пыльцевых зерен *Cyperaceae* посвящена работа A.Dunbar (1973), из которой видно, что эктэкзина осоковых представлена 2 слоями — покровом и стерженьками. Что же касается нижележащих слоев — подстилающего и слоя эндэкзины, то дифференцировать их оказалось затруднительно из-за одинаковой электронной плотности. Видимо, поэтому Dunbar употребила термины «сэкзина» и «нэкзина», причем последний включает в себя неразграниченные базальные части стерженьков и эндэкзину. Н.Р.Мейер и А.С.Ярошевская (Meyer, Jaroshevskaya, 1976) обозначают этот слой как «смешанный».

Более четко различаются слои экзины на срезах пыльцевых зерен, приведенных M.Hesse (1980), где видно, что слой, как бы соединяющий основания стерженьков и имеющий с ними одинаковую по контрастности окрашенность, носит прерывистый характер, так что отдельные стерженьки в основании остаются свободными. Автор не обозначил слои экзины, тем не менее этот прерывистый слой определенно является эндэкзиной. В этом убеждают нас и срезы, выполненные нами через экзину ацетолизированных пыльцевых зерен *Carex aquatilis* (табл. I, *4, 6*), на которых виден довольно толстый покров с мелкими шипиками, изредка пересеченный перфорациями; расширенные основания стерженьков остаются свободными, не образуя подстилающего слоя; частично редуцированная эндэкзина не образует непрерывного слоя, а состоит из очень тонких коротких ламелл, характер и расположение которых напоминает прерывистую пунктирную линию. Таким образом, оригинальные пыльцевые зерна осоковых обладают специализированной экзиной с полностью редуцированным подстилающим слоем и сохранившейся лишь фрагментарно эндэкзиной.

Псевдомонады образовались у осоковых, по-видимому, в связи с их переходом к опылению ветром, предки же осоковых были насекомоопыляемыми растениями. Поскольку осоки широко распространились по всему земному шару, они потеряли своих опылителей и приспособились к ветроопылению. Предположение о том, что предки осок были насекомоопыляемыми, высказывалось еще в 1935 г. R.Wodehouse. Наблюдения над опылением осок свидетельствует о том, что у некоторых видов проявляются наследственные черты предков: наряду с опылением ветром может присутствовать и опыление насекомыми. Это явление было описано Р.В.Черных (1971) у осоки парвской *C. brevicollis* DC. ex Lam. et DC., у которой во время дружного цветения растений наблюдалось массовое посещение их пчелами.

Особенность, связанная с опылением насекомыми или ветром, нашла отражение в количестве трифины (полленкита)[1] на поверхности пыльцевых зерен. Hesse (1980), изучавший развитие и ультраструктуру полленкита у 3 видов *Carex*, показал, что содержание его на поверхности зерен разное и зависит от способа опыления. У 2 ветроопыляемых видов — *C.acutiformis* Ehrh. и *C.vulpina* L. — на поверхности экзины почти не содержится полленкита. У 3-го вида — *C.baldensis* L., который является одновременно ветро- и насекомоопыляемым, полленкит присутствует не только на поверхности тектума, но и в полостях между колумеллами, поэтому зерна приобретают клейкость, присущую пыльцевым зернам насекомоопыляемых растений.

При изучении пыльцы *Carex* мы столкнулись с присутствием в препаратах большого количества деформированных пыльцевых зерен почти у всех исследованных видов, что может быть признаком их гибридного происхождения. Необходимо отметить, что палинологи уделяют все большее внимание вопросам установления по пыльце гибридности тех или иных видов. При исследовании морфологических особенностей различных видов и родов проводится подсчет неполноценных, деформированных и стерильных пыльцевых зерен. Неполноценность или деформация их выражается в различных отклонениях морфологических признаков: изменении формы за счет уменьшения внутреннего содержимого, недоразвитии апертур, увеличении их числа, нарушении в расположении, утолщении или утоньшении экзины, в слабо выраженной скульптуре поверхности. В статье R.Rowley и A.Dunbar (1967) приводится микрофотография среза стерильного зерна *Anthurium*, на котором слои экзины почти неразличимы.

В настоящее время накопилось большое число работ, в которых гибридизация устанавливается по пыльце (Сукачев, 1940; Куприянова, 1956; Штепа, 1959, 1963, 1975; Бобров, 1961; Архангельский, 1962, 1963). В связи с вопросами интрогрессивной гибридизации Д.Б.Архангельский (1962, 1963) изучил морфологические особенности пыльцевых зерен разных видов из родов *Picea, Betula, Tilia* и др., для которых была установлена гибридность, и указал на присутствие в препаратах от 5 до 36% деформированных пыльцевых зерен. При работе над книгой «Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР» (Бобров и др., 1983) авторы также обращали внимание на состояние пыльцевых зерен разных видов и для многих из них в примечаниях указали процент деформированных. Таким образом, наличие деформации пыльцы у разных видов растений может оказать помощь при изучении их биологических особенностей.

Методика и результаты

Задачей настоящего исследования явилось изучение морфологии пыльцевых зерен 30 видов осок с помощью светового (СМ), а некоторых из них с помощью сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Работа выполнялась по предложению монографа этого рода Т.В.Егоровой на нереданном нам ею материале. При анализе пыльцевого материала нами проводился подсчет стерильных и деформированных пыльцевых зерен, процентное содержание которых для всех изученных видов приводится в таблице. Номенклатура видов дана в соответствии с обработкой рода *Carex* Т.В.Егоровой (1976).

Ранее нами (Тарасевич, 1983, 1984) при изучении палиноморфологии произрастающих на территории бывшего СССР, а также некоторых тропических представителей *Cyperaceae* рода *Carex* был выделен отдельный тип, включающий в себя роды *Eriophorum, Schenoxiphium* и *Kobresia.*

При исследовании пыльцы рода *Carex* на обширном материале нами показано, что, несмотря на видимое однообразие, в ней все же обнаруживается большая вари-

[1] Термин «трифина», употребляемый палинологами, означает сложный комплекс, где доминирующую роль играют вещества тапетального происхождения: остатки первичной экзины, тапетальные вещества, масла, воск, каратиноиды (Куприянова, 1983). Термин «полленкит» употребляется эмбриологами, в состав полленкита входят каратиноиды и липиды.

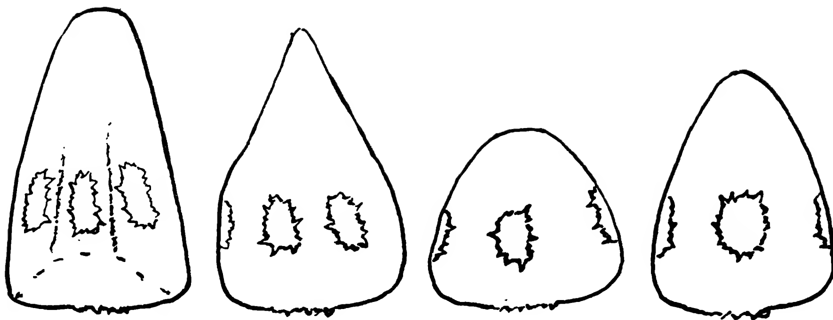


Рис. 2. Изменчивость формы пыльцевых зерен у *Carex ledebouriana.*

абельность морфологических признаков: общих размеров и формы пыльцевых зерен; числа, очертания и размеров апертур. Пыльцевые зерна *Carex* имеют пирамидальную, яйцевидную или вытянуто-коническую форму, при этом многие исследованные виды характеризуются ее непостоянством. Например, пыльцевые зерна *Carex obtusata* (табл. II, *8, 9*), *C.ledebouriana* (рис. 2; табл. II, *6*), *C.melanostachya* имеют пирамидальную, яйцевидную и коническую формы. Многие виды одновременно имеют и пирамидальные, и яйцевидные пыльцевые зерна. К ним относятся *C.pendula* (табл. III, *1*), *C.vesicaria, C.putjatinii, C.plantaginea* (табл. II, *7*), *C.digitata* (табл. II, *4*), *C.vaginata* и др. У видов *C.siderosticta, C.tuminensis, C.phyllostachys, C.aquatilis* (табл. I, *3*; IV, *3*), *C.plantaginea* изредка встречаются пыльцевые зерна шаровидной формы.

По размерам все исследованные виды разбиваются на 3 крупные группы. I группа — с мелкими размерами пыльцевых зерен, 36—40 мкм. К ней относятся *C.digitata* (табл. II, *4*; IV, *1, 2, 4*), *C.caryophyllea, C.ledebouriana* (табл. II, *6*), *C.phyllostachys* (табл. II, *2*). II группа — самая многочисленная, со средними размерами, 40—50 мкм. К ней относятся *C.obtusata* (табл. II, *8, 9*), *C.rupestris, C.sylvatica, C.vaginata* (табл. II, *11, 12*), *C.serotina, C.salina, C.cespitosa, C.arenaria, C.tuminensis* (табл. II, *3*), *C.pendula* (табл. II, *4*), *C.forficula, C.siderosticta* (табл. II, *10*), *C.plantaginea* (табл. II, *7*) и др. III группа характеризуется крупными размерами, 50—58 мкм. В нее входят только 2 вида — *C.melanostachya* и *C.vesicaria.*

По числу апертур пыльцевые зерна *Carex* относятся к 5-, 6-, редко 7-, 8-поровым. Одна пора, полярная или верхушечная, располагается на широком конце, а остальные 4,5(6,7) являются латеральными или боковыми. Полярная пора обычно округлая, латеральные — округлые или овальные, редко бороздовидные с трещиноватыми краями. На одном пыльцевом зерне латеральные апертуры могут варьировать от округлых до овальных и даже иногда бороздовидных, как, например, у *C.digitata, C.plantaginea, C.vaginata* (табл. II, *12*; III, *2, 6*) и др. У видов *C.phyllostachys, C.plantaginea* (табл. II, *7*), *C.digitata* (табл. II, *4*) и *C.caryophyllea* поры очень неясные, плохо различимые. Поры покрыты ореолятной или площадочной мембраной, площадки угловатые или закругленные, более или менее плотно расположенные. После ацетолизной обработки поровые мембраны не всегда сохраняются, у ряда видов (*C.ledebouriana, C.paleacea, C.obtusata*) (табл. II, *8*) они отрываются или полностью растворяются, у других видов могут сохраняться лишь ее фрагменты.

В роде *Carex*, как и в целом в сем. *Cyperaceae*, широко распространена площадочная скульптура с мелкими бугорками и перфорациями, хорошо заметными при изучении пыльцевых зерен с помощью СЭМ. Отличительные особенности в характере скульптуры проявляются у вида *C.pendula*, пыльцевые зерна которого обладают крупнобугорчатой скульптурой, хорошо заметной как в СМ, так и в СЭМ (табл. III, *1, 3, 4*). Причем на ряде зерен этого вида прослеживается и обычная мелкобугорчатая скульптура.

Морфологические признаки пыльцевых зерен рода *Carex*

Виды	Форма пыльцевых зерен	Размер, мкм	Диаметр полярной поры, мкм,
Carex obtusata Liljebl.	Пирамидальная, яйцевидная, коническая	40.0—52.1×30.0—37.8	8.0—12.5
C. rupestris All.	Пирамидальная	39.6—42.6×28.3—32.4	8.3
C. melanostachya Bieb. ex Willd.	Пирамидальная, яйцевидная, коническая	50.2—52.1×37.2—40.4	11.2
C. vesicaria L.	Пирамидальная, яйцевидная	50.1—58.2×37.2—42.1	12.1—13.6
C. pendula Huds.	То же	(42.3) 48.1—50.0×33.7—42.1	7.6—10.3
C. sylvatica Huds.	Пирамидальная	47.1—48.5×38.1—41.9	7.7—8.5
C. pilosa Scop.	Пирамидальная, яйцевидная	(40.0) 44.0—49.6×31.3—37.3	8.7—13.5
C. vaginata Tausch	То же	44.0—47.6×32.3—38.9	9.5
C. serotina Mérat	» »	39.2—45.6×29.9—33.8	7.6—10.3
C. digitata L.	» »	35.5—41.4×32.4—39.0	12.3 (18.0)
C. caryophyllea Latourr.	Пирамидальная	35.4—40.1×29.5—31.1	9.1
C. montana L.	То же	40.4—43.3 (45.8) ×30.0—33.6	8.1—10.2
C. ledebouriana C.A.Mey. et Trev.	Пирамидальная, яйцевидная, коническая	37.6—40.6×31.0—43.3	9.0
C. tomentosa L.	Пирамидальная, яйцевидная	40.2—45.4×30.1—33.0	9.8
C. paleacea Wahlenb.	Пирамидальная	43.0—46.3×32.4—35.0	9.1—14.0
C. salina Wahlenb.	То же	45.4—47.9×34.7—40.2	8.8—11.3
C. acuta L.	» »	42.1—48.6×32.6—37.2	8.5
C. aquatilis Wahlenb.	Пирамидальная, шаровидная	(39.1) 43.4—48.2×30.0—34.1	8.1—10.4
C. cespitosa L.	Пирамидальная	42.1—46.5×30.8—37.0	10.2
C. arenaria L.	То же	(45.9) 48.2—50.9×83.2—37.5	6.0—7.6
C. phyllostachys C.A.Mey.	Пирамидальная, шаровидная	37.2—41.4×32.0—38.1	9.5
C. tuminensis Kom.	Пирамидальная, яйцевидная, шаровидная	39.1—49.0×31.4—40.2	7.5—16.0; 13.3—18.9×9.0—10.1
C. forficula Franch. et Savat.	Пирамидальная, яйцевидная	42.1—49.2×31.3—34.1	10.4—12.4
C. siderosticta Hance	Пирамидальная, шаровидная	(36.6) 41.1—48.1×31.4—35.8	20.1
C. plantaginea Lam.	Пирамидальная, яйцевидная, шаровидная	39.0—47.4×30.0—37.1	13.6
C. putjatinii Kom.	Пирамидальная, яйцевидная	40.0—46.2×28.5—39.1	9.2
C. bostrichostigma Maxim.	Пирамидальная	44.8—55.2×37.0—40.5	10.1
C. pontica Albov	То же	38.0—46.2×27.1—30.4	10.5
C. supina Wahlenb.	» »	40.0—48.2×28.1—30.2	9.6
C. scirpoidea Michx.	Пирамидальная, яйцевидная	38.2—43.2×30.1—36.2	11.3

	Размер латеральных апертур, мкм	Число апертур	Толщина экзины, мкм	Деформация, %	Исследованные образцы
	(7.8) 8.5—12.4 (15.0)	5 (6) 7	1.2	30	Средний Урал, р. Чусовая, 1943, Игошина
	13.9—15.4×6.9—8.8	5	1.0	Около 80	Коми АССР, Ст. Полярный Урал, 1967, № 250, Цвелев
	6.4—8.0	6	1.4	71	УССР, Ворошиловградская обл., окр. пос. Замковка, 1972, Дерипова
	11.3—12.5; 13.0×9.0	5	0.7	Около 70	Бывш. Владимирская губ., г. Меленки, 1914, № 4910, Назаров
	11.1—13.0×8.0	5	(1.0) 1.4	18	Крым, Массандра, 1903, Траншель
	8.2—9.5	5	0.8	75	Ленинградская обл., Лужский р-н, оз. Исаковское, 1926, Самбук
	11.1—12.8	5.6	0.8	2	Татарская АССР, г. Чистополь, 1926, Марков
	7.9—10.1; 15.1×10.0	(5) 6	1.3	10	Ст. Петергоф, 1921, Лапшина
	5.1—9.5; 6.5×7.7—11.0	(5) 6	1.2	92	Ленинградская обл., пос. Пудость, 1953, Цвелев
	11.3—12.8; 11.6×15.0	5 (6)	1.5	Около 45	Ленинградская обл., Дудергоф, 1912, Цинзерлинг
	10.0—14.1	6	1.0	Около 100	Башкирия, гора Тюрментау, 1926, Наумов
	10.2 (11.5)—15.1	5	1.3	23	Средний Урал, окр. г. Свердловска, с. Уктус, 1962, Сторожева
	9.5—13.0×6.4—10.0	5, 6	1.5	41	Полярный Урал, гора Лонгот-юган, 1965, Игошина
	9.0—12.4	5 (6)	1.1	60	Уральская обл., пос. Черниговский, 1929, Коржевин
	10.7—15.1×7.3—10.5; 10.0	6	1.2	25	Кандалакшский залив, п-ов Турий, 1958, № 294а, Синькова
	9.4—11.1×7.0—9.1	5	0.9—1.1	Около 90	(Финляндия), 1843, Nylander
	7.9—10.1	5	0.7	80	Курдюм, 1952, Шундрина, Корякина
	8.0—14.1	6	0.8	Около 10	Коми АССР, окр. г. Воркуты, 1958, Толмачев
	15.0—16.9×4.6—7.0	5 (6)	0.9	90	Ленинградская обл., 1980, Боч
	11.1—15.0	5	1.3	50	Ленинградская обл., между поселками Комарово и Зеленогорск, берег Финского залива, 1969, Победимова
	7.0—8.8 (12.4)	5, 6	1.5	30	Дагестан, близ Дербента, 1901, Алексеенко
	10.5	6, 7 (8)	1.1	42	Камчатка, 1909, Комаров
	11.1—15.5×5.8—7.8; 11.2	5, 6	1.0	90	Japan, Nagasaki, 1863, Maximowicz
	16.0—20.1×9.5—10.1	5—8	1.4	27	Приморье, окр. г. Владивостока, среднее течение р. Эльдуш, 1930, Самойлова
	8.7—13.5; 17.4—18.2×10.0—12.5	5, 6	0.9	25	Canada, Quebec, Buckingham, 1943, E.Rouleau
	12.0—13.5×7.4—9.7; 9.8	5, 6	0.9	82	О-в Путятин, 1913, Булавкина
	9.2—11.5	5—7	0.8	41	Дальний Восток, Русский о-в, 1921, Десулави
	7.1—17.0×4.8—6.6	(5) 6	0.9	14	Кавказ, Дзоир, 1929, Ал. и Ан. Федоровы
	12.0—16.1×5.1—7.4	5	1.1	10	Окр. г. Челябинска, 1905, Крашенинников
	9.4—12.2	5	1.2	80	Юго-зап. побережье Чукотского п-ова, окр. пос. Нунлигран, 1970, Коробков и др.

Обсуждение результатов

Анализируя результаты изучения морфологии пыльцевых зерен рода *Carex*, мы пришли к выводу, что, несмотря на сравнительно большой объем исследованных видов из разных подродов и многих секций рода, выявить какие-либо отличия на уровне подродов и секций рода и объединить виды в морфологические типы или группы оказалось невозможно. Это связано не только с близостью видов по признакам пыльцы, но и с нестабильностью морфологических признаков: изменчивостью формы пыльцевых зерен, очертания и числа апертур, а также нарушением в расположении апертур у одного и того же вида. Ярким примером проявления полиморфности является вид *Carex siderosticta*, у которого число апертур у разных пыльцевых зерен варьирует в больших пределах — от 5 до 8. Апертуры в основном поровые, крупные, но наряду с порами встречаются и бороздовидные апертуры. В расположении латеральных пор могут наблюдаться нарушения. Если в норме на каждой грани пирамидального зерна находится по 1 поре, то, как отклонение, у некоторых зерен их 2. Поры могут размещаться не в центре граней.

Систематики также отмечают затруднения при определении видов осок, связанные с индивидуальной изменчивостью и вариабельностью признаков, и указывают на присутствие большого полиморфизма у некоторых видов. В частности, Ю.Е.Алексеев (1973) в качестве примеров приводит следующие виды: *C.diluta* Bieb., *C.distans* L., *C.aquatilis, C.stans* Drej., *C.digitata, C.pedata* L., которые могут быть выявлены только количественно и на массовом материале.

Род *Carex* обнаруживает полиморфизм и близость видов по морфогенетическим признакам. Л.Г.Тодераш (1980), исследовавшая осоки Молдавии кариологическим методом, показала большое сходство их кариотипов. В связи с тем что одинаковые числа хромосом наблюдались в разных секциях, оказалось трудно установить общие закономерности для объединения кариотипов отдельных видов в общий кариотип. Кроме того, ею была сделана попытка выявить корреляцию между числами хромосом и размерами пыльцевых зерен, однако четко выраженной зависимости между этими величинами установить не удалось. Еще в 1924 г. O.Heilborn, впервые классифицировавший роды сем. *Cyperaceae* по отношению к хромосомным числам, отмечал, что *Carex* занимает среди этих родов особое положение, и установил для него следующие хромосомные числа: 9, 15, 16, 18, 19, 23—43, 56. По его мнению, такое колебание хромосомных чисел неизвестно нигде, кроме сем. *Cyperaceae*.

Еще одной особенностью, которая обращает на себя внимание при изучении морфологии пыльцевых зерен *Carex*, как и всего семейства, является высокий процент деформированных и стерильных зерен, достигающий 50—90% у некоторых видов.

Осоки являются ветроопыляемыми растениями, а последние, как известно, продуцируют большую массу пыльцы, среди которой всегда присутствует небольшой процент деформированных пыльцевых зерен. В случае с *Carex* только у некоторых из исследованных видов (*C.obtusata, C.pendula, C.pilosa, C.vaginata, C.montana, C.paleacea, C.aquatilis, C.phyllostachys, C.siderosticta, C.plantaginea, C.supina*) содержание пыльцы со следами деформации составляет от 5 до 30%, все остальные виды содержат от 40 до 90% деформированной и стерильной пыльцы. Эта особенность, а также наблюдаемая вариабельность формы пыльцевых зерен, очертания и числа пор, непостоянное положение их у некоторых видов, разная скульптура поверхности у одного и того же вида (*C.pendula*, табл. III, *1, 4*) указывают, по всей видимости, на гибридное происхождение видов рода *Carex*.

Экспериментальным путем было показано, что виды *Carex* секции *Acutae* скрещиваются между собой и образуют межвидовые гибриды, у которых обнаруживается бóльшая изменчивость величины пыльцевых зерен, чем у тех же негибридов (Faulkner, 1973).

По данным цитогенетиков, род *Carex* относится к анеуплоидам, которые имеют пониженную семенную продуктивность и низкую жизнеспособность (Мошкович, 1979). Появление их связывается с нарушением нормального течения мейоза. Причинами же нарушения мейоза и связанной с ним частичной стерильности пыльцевых

зерен могут быть гибридизация, особенно межвидовая и межродовая, а также полиплоидия и апомиксис (Поддубная-Арнольди и др., 1934). Данные по изучению биологии видов рода *Carex* в литературе скудны. Вполне возможно, что, кроме гибридизации, в этом роде присутствует и апомиксис. Это предположение было высказано Л.А.Куприяновой в устной беседе, в литературе же каких-либо сведений о нем мы не обнаружили.

В связи с неполноценностью пыльцевых зерен *Carex* встает вопрос о размножении видов. Как известно, у осок широко развито вегетативное размножение, которое, вероятно, преобладает над семенным. Интересные данные, основанные на изучении физиологии и жизнеспособности пыльцы *Carex physodes* Bied. были получены А.Н.Башкатовой (1950). Экспериментальным путем она обнаружила, что очень незначительное количество пыльцевых зерен этого вида образует пыльцевые трубки. Поэтому большинство цветков остается неоплодотворенным, семена на них не завязываются. Нами совместно с Т.В.Егоровой также была сделана попытка прорастить пыльцу одного из видов — *C.flacca* Schred. в 10-, 15- и 20%-м растворах сахарозы. В результате выяснилось, что редкие пыльцевые зерна смогли образовать пыльцевые трубки.

А.М.Овеснов и Р.П.Пьянкова (1970), изучавшие размножение осок, указывают на то, что последние образуют достаточное количество вполне развитых плодоворешков, имеющих разный процент всхожести. Интересно, что среди исследованных этими авторами видов имеются виды, морфология которых изучалась нами. Сравнительный анализ полученных результатов показал, что наблюдается зависимость между содержанием деформированных пыльцевых зерен и прорастанием семян. Оказалось, что *C.digitata* и *C.montana*, имеющие по сравнению с другими видами низкий процент неполноценных пыльцевых зерен (соответственно 45 и 23%), дали высокий процент проросших семян (соответственно 95—97 и 54—96%). Остальные же исследованные виды (*C.cespitosa, C.caryophyllea* и *C.vesicaria*), имеющие деформацию пыльцевых зерен около 70—100%, дали единичные проросшие семена. Таким образом, данные Овеснова, Пьянковой (1970) согласуются с полученными нами результатами содержания деформированных пыльцевых зерен, из-за неполноценности которых не обеспечивается нормальная семенная продукция.

Следовательно, анализ результатов исследования морфологии пыльцевых зерен осок показывает сильную изменчивость их признаков: формы, числа и очертания апертур, а иногда и скульптуры у одного и того же вида. Эти особенности в строении пыльцы сопровождаются высоким содержанием стерильных и деформированных пыльцевых зерен. Кроме того, отличительной чертой является псевдомонада — необычный тип пыльцевых зерен, присущий лишь этому единственному среди покрытосеменных семейству. Все эти особенности позволяют высказать гипотезу о гибридном происхождении рода *Carex* и, возможно, семейства в целом.

Одним из оснований для предположения о гибридизации в роде *Carex* является наличие псевдомонады, происхождение которой можно представить себе следующим образом. Предки осоковых, обладающих ныне псевдомонадами, имели обычные пыльцевые зерна, образующиеся в результате распадения тетрад. Позже в развитии тетрад произошел скачок, выразившийся в редукции определенного этапа в формировании тетрад, а именно, как свидетельствуют эмбриологические данные, развитие начиная со стадии заложения целлюлозной оболочки перегородки между будущими 4 пыльцевыми зернами пошло иным путем: из 4 ядер 3 дегенерировали, а оставшееся 1 ядро сформировалось в псевдомонаду.

Изучив многие роды сем.*Cyperaceae*, мы не встретили среди них таких, которые имели бы промежуточный тип пыльцевых зерен — нераспавшуюся тетраду, подобную тетраде у представителей семейств *Juncaceae, Ericaceae, Empetraceae, Epacridaceae* и др. По-видимому, этот промежуточный этап выпал из развития в процессе эволюции. Сем. *Cyperaceae* характеризуется либо псевдомонадами (все роды на территории бывшего СССР, а также такие, как *Cryptangium, Gahnia, Tetraria, Chrysitrix*), либо обычными пыльцевыми зернами, наблюдаемыми у тропических родов *Mapania, Lepironia, Hypolytrum, Thoracostachyum, Diplasia* и др., входящих в подсем.

Mapanioideae (Тарасевич, 1986). Причиной образования псевдомонады могли быть гибридизационные процессы. В связи с этим предположением интересно, на наш взгляд, наблюдение Куприяновой (1976), которая обратила внимание на то, что в пыльниках распустившихся цветков у гибридных растений можно найти пыльцу на стадии тетрады (обычно у покрытосеменных растений пыльца рано созревает, и даже в бутонах трудно обнаружить стадию тетрады). Присутствие нераспавшихся тетрад было замечено Куприяновой у гибридов *Epilobium roseum*, у гибридных видов *Crataegus* и *Cotoneaster*, а также у представителей березовых, восковниковых и некоторых других семейств. Кроме того, пыльца в тетрадах в незначительных количествах может сохраняться среди зрелой пыльцы, распавшейся на отдельные зерна у интродуцированных растений, что наблюдалось нами при изучении морфологии пыльцы рода *Anthurium*, собранной с экземпляров из оранжереи БИН. В этом случае причиной могут быть искусственные условия, не совсем адекватные тем, в которых растения произрастают в природе. У осоковых и этот фактор мог иметь значение для сохранения тетрады в нераспавшемся виде. Поэтому как гибридизация, так, по всей вероятности, и изменяющиеся условия существования, не всегда благоприятные для осоковых, особенно при широком и быстром их расселении, способствовали образованию псевдомонады.

Установленная изменчивость признаков пыльцевых зерен, скорее всего, могла быть связана с явлением гибридного смешения видов, происходившего в связи с расселением осоковых в четвертичное время.

Как свидетельствуют многочисленные палеоботанические данные, в частности результаты изучения пыльцы и спор из отложений, широкое развитие травянистой растительности на территории России относится к плиоцену и четвертичному времени. В третичное же время (олигоцен, миоцен) территория России в основном была покрыта лесами богатого состава, в которые входили как широколиственные, так и хвойные породы (Атлас ..., 1956; Ананова, 1974; Ананова, Тарасевич, 1977; и др.). Только позже, в плиоцене, на юге европейской части России наблюдаются освобождение территорий от лесной растительности и развитие степных и полупустынных группировок с участием маревых полыней, злаков и сложноцветных, которые неоднократно чередовались (Чигуряева, 1952; Кузнецова, 1964; Ананова, 1974; и др.). Для плиоцена Западной Сибири установлены степные и лесостепные спектры, в которых пыльца *Cyperaceae* или отсутствует, или встречается в небольшом количестве (Волкова, 1977). Осоковые начинают играть существенную роль только в четвертичное время, когда в результате изменения ландшафтов образовывались свободные территории, заселявшиеся травянистой растительностью в условиях, близких к современным. Дифференциации, широкому расселению и процветанию осоковых способствовало образование благоприятных условий увлажненности.

Род *Carex* является одним из богатейших по числу видов (около 2000) среди осоковых. По-видимому, появление такого большого числа видов связано с гибридным смешением, которое было возможно в результате смен растительного покрова, происходившего неоднократно на протяжении четвертичного времени. Особенно широкое развитие получила гибридизация в плейстоцене, когда в связи с чередованием межледниковий и оледенений происходили миграции флор и физиологически совместимые виды могли образовывать гибриды.

Расцвет рода *Carex* и семейства в целом и, в частности, появление большого числа видов относятся к четвертичному времени. Об этом свидетельствует большое содержание пыльцы осоковых в спорово-пыльцевых спектрах этого времени. Причем замечено, что обилие ее связано с периодами похолодания. На спорово-пыльцевых диаграммах появляются пики пыльцы *Cyperaceae*, показывающие, что роды этого семейства являются господствующими среди травянистых растений. Так, при переходе от микулинского межледниковья к нижневалдайскому во время так называемого кургаловского похолодания в спорово-пыльцевых спектрах наблюдается большое содержание пыльцы осоковых, составляющее 60—80% от суммы травянистых растений. Господство осоковых сопровождается участием в спектрах пыльцы карликовой березки и спор зеленых мхов (Малаховский и др., 1969). Большое содержание осоко-

вых регистрируется в разные периоды голоцена (Хотинский, 1977), где обилие их связано с процессами заторфовывания и широким развитием болот.

Как показывает палинологическое изучение осоковых, для видообразования большое значение имела не только межвидовая, но и межродовая гибридизация. Примером проявления последней может служить вид *Carex pendula*, у которого наблюдается 2 разных типа скульптуры пыльцевых зерен (табл. I, *4*). Наряду с пыльцевыми зернами, имеющими мелкобугорчатую поверхность, характерную для осок, в большом количестве присутствуют пыльцевые зерна с иной, в большей или меньшей степени выраженной крупнобугорчатой скульптурой, хорошо заметной как в СМ, так и СЭМ. В данном случае довольно легко установить род, с которым гибридизировал *C.pendula*, так как подобная крупнобугорчатая скульптура поверхности известна лишь у одного рода осоковых — *Fimbristylis* (табл. III, *1, 2*). Другим примером гибридизации является вид *Uncinia tenuis*, скульптура экзины пыльцевых зерен у которого, так же как и у *Carex pendula*, представлена крупнобугорчатой и мелкобугорчатой скульптурой (табл. III, *5*). Появление этих гибридных видов оказалось возможным в связи с тем, что *Carex pendula* и *Uncinia tenuis* в настоящее время обитают там же, где и род *Fimbristylis*.

Таким образом, проведенное исследование позволяет высказать некоторые положения.

1. Род *Carex* обладает псевдомонадой — уникальным типом пыльцевых зерен, характерным для единственного семейства среди цветковых растений — *Cyperaceae*.

2. Установлена сильная изменчивость признаков пыльцевых зерен, свидетельствующая о полиморфности рода.

3. Виды проявляют большую близость по признакам пыльцы, поэтому, несмотря на довольно большой объем изученного материала из разных секций, провести типификацию его для сопоставления с секционным делением рода не удалось. Различать виды *Carex* по пыльце невозможно, что свидетельствует об их недостаточной дифференцированности и, по-видимому, о роде *Carex* как о молодом образовании.

4. Палеоботанические данные свидетельствуют о расцвете осоковых в четвертичное время, к которому, вероятно, относится появление большого числа видов.

5. Вариабельность пыльцевых зерен, большое содержание деформированной и стерильной пыльцы, псевдомонада — особый тип пыльцевых зерен позволяют высказать предположение о гибридном происхождении рода *Carex* и сем. *Cyperaceae* в целом.

6. Палинологические данные свидетельствуют не только о межвидовой, но и о межродовой гибридизации среди осоковых, имевшей место в прошлом и происходящей в настоящее время.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю.Е. *Carex diluta* Bieb. и родственные ей виды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 73. Вып. 4. С. 141—145. — *Ананова Е.Н.* Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины. М.: Недра, 1974. 196 с. — *Ананова Е.Н., Тарасевич В.Ф.* Палинологическое обоснование возраста ламкинской и горелкинской свит Окско-Донской равнины // Миоцен Окско-Донской равнины. М.: Недра, 1977. С. 57—85. — *Архангельский Д.Б.* Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 1025—1029. — *Архангельский Д.Б.* К систематике сибирских берез // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 3. С. 427—428. — Атлас миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1956. 461 с. — *Башкатова А.Н.* Материалы к физиологии прорастания пыльцы *Carex physodes* M.B. // Изв. Туркм. филиала АН СССР. 1950. № 3. С. 78—79. — *Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф.* Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Бобров Е.Г.* Интрогрессивная гибридизация во флоре байкальской Сибири // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 313—327. — *Волкова В.С.* Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1977. 238 с. — *Егорова Т.В.* Пор.*Cyperales* // Флора европейской части СССР.Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83—219. — *Заклинская Е.Д.* Семейство *Cyperaceae* — Осоковые //

Пыльцевой анализ. М.: Госгеолиздат, 1950. С. 298—300. — *Кузнецова Т.А.* Флора верхнеплиоценовых отложений Среднего Поволжья и ее стратиграфическое значение // Тр. Казанск. филиала АН СССР. Сер. геол. наук. 1964. Вып. 10. С. 1—166. — *Куприянова Л.А.* Морфология пыльцы однодольных растений (Материалы к филогении класса) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262. — *Куприянова Л.А.* К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен // Бот. журн. 1956. Т. 41. С. 1212—1216. — *Куприянова Л.А.* Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). М.; Л.: Наука, 1965. 215 с. — *Куприянова Л.А. Nelumbo caspicum* (DC.) Fisch. и строение его тетрад // Палинология в СССР. Статьи советских палинологов к IV Междунар. палинол. конф. Лакнау, Индия. М.: Наука, 1976. С. 22—24. — *Куприянова Л.А.* Палинодерма // А.Е.Бобров, Л.А.Куприянова, М.В.Литвинцева, В.Ф.Тарасевич. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 69—70. — *Малаховский Д.Б., Спиридонова Е.Н., Котлукова И.В.* и др. Валдайский горизонт // Геоморфология и четвертичные отложения северо-запада европейской части СССР. Л.: Наука, 1969. С. 133—177. — *Мамонтова И.Б.* Семейство *Cyperaceae* // Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока. Хабаровск, 1971. С. 18—20. — *Мошкович А.М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 164 с. — *Овеснов А.М., Пьянкова Р.П.* Всхожесть свежеубранных плодов некоторых видов осок Центрального Предуралья // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. Пермь, 1970. № 206. С. 109—117. — *Поддубная-Арнольди В.А., Стешина Н.А., Сосновец А.А.* Материалы к биологии цветения и размножения *Scorsonera tau-saghyz* // Бот. журн. 1934. Т. 19. № 4. С.338—366. — *Сукачев В.Н.* О полиморфизме и апомиксисе у видов рода *Adenophora* Fisch. // Бот. журн. 1940. Т. 27. № 4-5. С. 297—302. — *Тарасевич В.Ф.* Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // А.Е.Бобров, Л.А.Куприянова, М.В.Литвинцева, В.Ф.Тарасевич. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 90—111. — *Тарасевич В.Ф.* К морфологии пыльцы семейства *Cyperaceae* // Проблемы современной палинологии. Статьи советских палинологов к VI Междунар. палинол. конф. Калгари, Канада. Новосибирск: Наука, 1984. С. 75—76. — *Тарасевич В.Ф.* О положении семейства *Cyperaceae* в системах цветковых растений в связи с палинологическими данными // Современные проблемы филогении. Тез. докл. VII филогенетич. совещ. М.: Наука, 1986. С. 48—49. — *Тодераш Л.Г.* Кариологические и цитоэмбриологические исследования осок Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1980. 23 с. — *Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с. — *Черных Р.В.* Биология цветения осоки парвской // Изв. АН МолдССР. Сер. биол. и хим. наук. 1971. № 5. С. 13—17. — *Чигуряева А.А.* Материалы к третичной растительности Южного Предуралья // Уч. зап. Саратовск. ун-та. 1952. Т. 35. С. 153—199. — *Штепа И.С.* К методике исследования пыльцы гибридов по гербарному материалу // Зам. по сист. и геогр. раст. Ин-та бот. АН ГрузССР. 1959. Вып. 21. С. 68—70. — *Штепа И.С.* О пыльце гибридов кавказских видов рода *Cirsium* Mill. // Зам. по сист. и геогр. раст. Ин-та бот. АН ГрузССР. 1963. Вып. 23. С. 118—122. — *Штепа И.С.* К вопросу выявления апомиктичных видов и форм среди сложноцветных (род *Cousinia* Cass.) // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во СГУ, 1975. Вып. 3. С. 29—42. — *Cranwelt L.* New Zealand pollen studies. The monocotyledons // Bull. Auckland Inst. 1953. N 3. P. 1—91. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). 1. Ultrastructure and ontogeny // Bot. Notiser. 1973. Vol. 126. Fasc. 2. P. 197—254. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Almqvist and Wiksell; Waltham, Mass., 1952. 539 p. — *Faulkner J.S.* Experimental hybridization of north-west European species in *Carex* section *Acutae* (*Cyperaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 67. N 3. P. 233—253. — *Heilborn O.* Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex* // Hereditas. 1924. Vol. 5. — *Hesse M.* Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwadten entomophilen Angiospermensippen der *Alismataceae, Liliacaeae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae* und *Araceae* // Plant. Syst. Evol. 1980. Bd 134. S. 229—267. — *Huynh K.-L.* Un phénoméne de polaritépeu connu dans l'anthere des graminees et Cyperacees: la position constante du pore germinatif du pollen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1975. Bd 85. H. 1. S. 18—24. — *Meyer N.R., Jaroshewskaya A.S.* The phylogenetic significance of the development of pollen grains walls in *Liliaceae, Juncaceae* and *Cyperaceae* // The evolutionary significance of the exine. London: Linn. Soc. Simp., 1976. Ser. 1. P. 91—110. — *Nilsson S., Praglowski J., Nilsson L.* Atlas of arborne pollen grains and spores in northern Europe. Stockholm: Natur. och Kultur., 1977. 159 p. — *Rowley J.R., Dunbar A.* Souces of membranes for exine formation // Svensk. Bot. Tidskr. 1967. Vol. 61. P. 49—64. — *Selling O.* Studies

in Hawaiian pollen statistics. Pt 2. The pollen of the Hawaiian phanerogams // Bernice P. Bishop Mus., Spec. publ. 1947. Vol. 38. P. 1—430. — *Wodehouse R.P.* Pollen grains. N.Y., London: McGraw-Hill Book Company, Inc., 1935. 574 p.

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 I 1992

SUMMARY

It was shown that the sedge family is the specific group possessing peculiar palynotype, pseudomonad, with highly specialized exine. The exine is formed by two-layered tectate-columellate ectexine with completely reduced foot layer and endexine with in frequent thin short lamellae arranged beneath thickened bases of columellate.

The study of pollen grains in thirty species of sedges showed large variation of pollen characters within one species. Therefore it was impossible to establish criteria for palynotypes and to compare them with taxonomical subdivision of the genus. The opinion is put forward on the existence of hybridization process within the genus *Carex* and the whole family *Cyperaceae* which resulted in the pseudomonad palynotype formation and origin of numerous species. The occurrence of both interspecific and intergeneric hybrydization is established. Palaeopalynological data indicate the blooming of the family *Cyperaceae* in the Quaternary.

УДК 576.312.34

Е.О.Пунина, Т.В.Александрова

ОБЪЕМ ХРОМОСОМ И ОТНОСИТЕЛЬНОЕ КОЛИЧЕСТВО ДНК У КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

E.O.PUNINA, T.V.ALEXANDROVA. THE CHROMOSOME VOLUME AND RELATIVE DNA CONTENT IN CAUCASIAN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

Определено относительное количество ДНК у 11 видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*). У диплоидных видов (2n=10) показаны прямая нелинейная зависимость между содержанием ДНК и объемом митотических хромосом, а также тенденция падения содержания ДНК в связи со специализацией видов. У тетраплоидных видов не удалось выявить каких-либо закономерностей изменения содержания ДНК. На основании результатов определения количества ДНК рассматривается вопрос о видовой самостоятельности *P.ruprechtiana* (2n=10).

В настоящее время показана значительная вариабельность содержания ДНК в различных таксонах покрытосеменных растений (Rothfels et al., 1966; Bennet, Smith, 1976; Narayan, Rees, 1976; и др.). Зачастую это связано с изменением числа хромосом, например, в результате полиплоидизации или анеуплоидизации. Однако значительные колебания в содержании ДНК обнаружены и среди видов с одинаковыми числами хромосом (Sparrow, Miksche, 1961; Rees et al., 1966; Rothfels et al., 1966; Закирова, Вахтина, 1974; Jones, Brown, 1976; Вахтина и др., 1977). В ряде случаев показано, что это обусловлено хромосомными перестройками, такими как, например, в родах *Crepis* (Jones, Brown, 1976) и *Bulnesia* (сем. *Zygophyllaceae*) (Poggio et al., 1986), или изменением соотношения гетеро- и эухроматина, как в роде *Scilla* (Greilhuber, 1979).

При изучении кариотипов кавказских представителей рода *Paeonia* (Пунина, 1987) было показано, что виды этого рода с числом хромосом 2n=10 (т.е. диплоиды) имеют очень сходные кариотипы. Если длину хромосом выразить в относительных единицах, то кариотипы всех диплоидных видов окажутся практически тождественными. Однако при измерении параметров хромосом (в микрометрах) наблюдалось значительное различие кариотипов. Так, у *P.mlokosewitschii* суммарная длина диплоидного набора хромосом 140.6 мкм, толщина хромосом 1.64 мкм, суммарный объем диплоидного набора хромосом 148.8 мкм, а у *P.tenuifolia* эти параметры равнялись соответственно 111.0, 1.23 и 65.9 мкм. При дифференциальном окрашивании хромосом кавказских представителей рода *Paeonia* (Пунина, 1989) было показано, что у всех исследованных видов общее количество гетерохроматина невелико и распределение его сходно. Следовательно, изменение хромосом в роде *Paeonia* осуществляется не за счет хромосомных перестроек, а каким-то иным путем. В таких случаях представляет интерес изучение зависимости между объемом хромосом и содержанием ДНК, что и было осуществлено в данной работе.

Материал и методы

Для приготовления цитологических препаратов использовали кончики корней взрослых растений, культивируемых на экспериментальном участке Ботанического института РАН в Санкт-Петербурге (табл. 1).

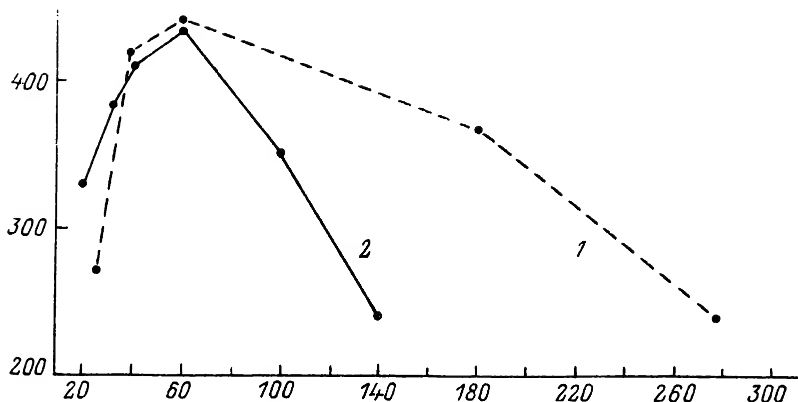


Рис. 1. Гидролизные кривые для *Paeonia caucasica* из разных мест сбора.

1 — из Сагурамо, *2* — из Даба. По оси абсцисс — время, мин; по оси ординат — количество ДНК, усл. ед.

ТАБЛИЦА 1

Места сбора и хромосомные числа изученных видов рода *Paeonia* (географические названия приведены по данным 1989 г.)

Виды	Происхождение	2n
Paeonia caucasica (Schipcz.) Schipcz.	ГССР, Мцхетский р-н, окр. пос. Сагурамо	10
P.caucasica	ГССР, Боржомский р-н, окр. пос. Даба	10
P.mlokosewitschii Lomak.	ГССР, Лагодехский заповедник	10
P.mlokosewitschii	ГССР, Цители-Цкароитский р-н, окр. пос. Кеди	10
P.ruprechtiana Kem.-Nath.	ГССР, Харагоульский р-н, окр. с. Парцхнали	10
P.tenuifolia L.	ГССР, Цители-Цкароитский р-н, Ширакская степь	10
P.daurica Andr.	Крым, окр. Бахчисарая	10
P.lagodechiana Kem.-Nath.	ГССР, Лагодехский заповедник	10
P.wittmanniana Hartwiss ex Lindl.	ГССР, Абхазия	20
P.macrophylla (Albov) Lomak.	ГССР, Нижняя Сванетия, окр. с. Корулдаш	20
P.steveniana Kem.-Nath.	ГССР, Боржомский р-н, окр. пос. Бакуриани	20
P.tomentosa (Lomak.) N.Busch	АзССР, Ленкоранский р-н, окр. с. Лерик	20
P.officinalis L.	РСФСР, Карачаево-Черкесская АО, Теберда	20

Фиксировали материал в мае и октябре, используя ацетоалкоголь (3 : 1). Так как не удавалось одновременно зафиксировать все образцы без исключения, было сделано несколько серий фиксаций, причем каждый раз фиксировали корни *P.caucasica* (из пос. Сагурамо) в качестве вида-эталона. В дальнейшем количество ДНК у этого вида (в усл. ед.) было принято за 100%.

Препараты окрашивали по Фёльгену. При приготовлении препаратов в каждой серии опытов гидролиз и окраску всех образцов проводили одновременно, поскольку интенсивность окрашивания ядер при проведении реакции Фёльгена зависит от многих факторов (Бродский, 1960; Маршак и др., 1970).

У *P.caucasica* была также снята гидролизная кривая (рис. 1). Для гидролиза использовали 5н.HCl при комнатной температуре, так как, по последним данным, это соотношение концентрации и температуры кислоты дает минимальные потери ДНК (Vahs, 1973; Магакян и др., 1980). Оптимальное время гидролиза было установлено

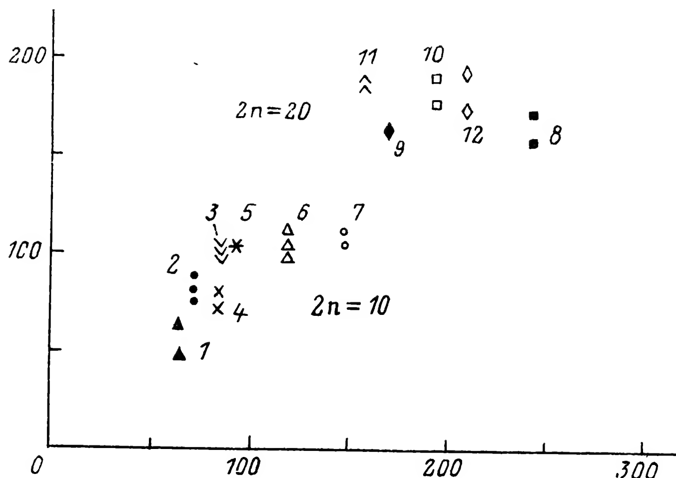


Рис. 2. Соотношение между суммарным объемом хромосом и относительным количеством ДНК у кавказских диплоидных и тетраплоидных видов рода *Paeonia*.

По оси абсцисс — суммарный объем хромосом, мкм; по оси ординат — относительное количество ДНК, % от *P.caucasica* из Сагурамо. *1* — *P.tenuifolia*, *2* — *P.daurica*, *3* — *P.lagodechiana*, *4* — *P.caucasica* из Даба, *5* — *P.caucasica* из Сагурамо, *6* — *P.ruprechtiana*, *7* — *P.mlokosewitschii*, *8* — *P.tomentosa*, *9* — *P.officinalis*, *10* — *P.steveniana*, *11* — *P.macrophylla*, *12* — *P.wittmanniana*.

по этой кривой, оно соответствует 1 ч. Особи *P.caucasica* из разных популяций имеют одинаковое количество ДНК (в отн. ед.).

Измерение количества ДНК проводили на сканирующем микроскопе-фотометре фирмы «Opton» с электронно-вычислительной машиной «Wang-720», снабженной программами «Итог» и «Статистика», составленными фирмой-изготовителем прибора. Для цитофотометрии клеток на стадии профазы использовали планапохроматический объектив 100x/1.3 МИ, измерительный зонд 0.6 мкм, величину шага сканирования 0.5 мкм (550 нм). Диапазон регистрируемых пропусканий (от 87—90 до 1%) был выбран так, чтобы исключить возможность вклада цитоплазматического поглощения.

Результаты и обсуждение

Результаты определения количества ДНК у кавказских видов рода *Paeonia* представлены в табл. 2.

Если принять количество ДНК у *P.caucasica* за 100%, то количество ДНК у остальных видов можно выразить в % от количества ДНК у *P.caucasica*, объединив при этом все серии фиксации и окраски (табл. 3).

Если попытаться построить зависимость между общим объемом хромосом и количеством ДНК, выраженном в % от количества ДНК у *P.caucasica* (рис. 2), то можно видеть, что у диплоидных видов наблюдается прямая нелинейная зависимость между этими параметрами, в то время как у тетраплоидных видов такой зависимости нет.

Существуют многочисленные литературные источники, где рассматривалась связь между параметрами кариотипа (число хромосом, общий объем хромосом, общая длина хромосом) и содержанием ДНК на ядро у высших растений. Показано, что в большинстве таксонов растений наблюдается прямая корреляция между общим объемом метафазных хромосом (или общей длиной) и содержанием ДНК (Rees et al., 1966; Rees, Jones, 1972; Price, 1976). Это установлено для разных родов различных семейств однодольных и двудольных цветковых растений: *Allium* (*Liliaceae*) (Jones, Rees, 1968; Вахтина и др., 1977), *Scilla* (*Liliaceae*) (Greilhuber, 1977, 1979), *Bulnesia*

ТАБЛИЦА 2

Относительное количество ДНК и параметры хромосомных наборов кавказских видов *Paeonia*

№ серии	Виды	2n	4C ± σ, усл. ед.	Длина диплоидного набора хромосом, мкм	Толщина хромосом, мкм	Суммарный объем хромосом, мкм³
I	*P.caucasica* (Сагурамо)	10	352.0 ± 31.0	124.2	1.35	88.8
	P.caucasica (Даба)	10	344.1 ± 29.5	119.0	1.37	86.4
	P.mlokosewitschii	10	370.6 ± 28.8	140.4	1.64	148.4
	P.ruprechtiana	10	382.6 ± 31.2	142.2	1.45	117.3
	P.tenuifolia	10	170.1 ± 21.5	111.0	1.23	65.9
	P.daurica	10	260.8 ± 26.0	133.2	1.28	85.7
	P.lagodechiana	10	264.5 ± 27.9	119.1	1.24	72.2
	P.steveniana	20	661.1 ± 50.5	254.2	1.39	192.7
	P.macrophylla	20	650.0 ± 51.1	223.8	1.34	157.7
	P.wittmanniana	20	601.7 ± 67.2	256.0	1.44	208.4
	P.tomentosa	20	604.8 ± 41.0	255.8	1.55	241.2
II	*P.caucasica* (Сагурамо)	10	391.0 ± 33.9	124.2	1.35	88.8
	P.steveniana	20	684.0 ± 29.8	254.2	1.39	192.7
	P.mlokosewitschii	10	410.8 ± 20.7	140.4	1.64	148.4
III	*P.caucasica* (Сагурамо)	10	478.2 ± 22.9	124.2	1.35	88.8
	P.caucasica (Даба)	10	481.9 ± 27.5	119.0	1.37	86.4
	P.ruprechtiana	10	455.7 ± 24.4	142.2	1.45	117.3
	P.lagodechiana	10	419.5 ± 21.2	119.7	1.24	72.2
	P.tenuifolia	10	306.6 ± 20.8	111.0	1.23	65.9
	P.daurica	10	388.5 ± 22.1	133.2	1.28	85.7
	P.macrophylla	20	900.5 ± 36.8	223.8	1.34	157.7
	P.officinalis	20	778.2 ± 50.4	223.0	1.40	171.1
IV	*P.caucasica* (Сагурамо)	10	409.0 ± 32.5	124.2	1.35	88.8
	P.caucasica (Даба)	10	406.0 ± 21.7	119.0	1.37	86.4
	P.mlokosewitschii	10	449.9 ± 33.1	140.4	1.64	148.4
	P.ruprechtiana	10	415.7 ± 30.6	142.2	1.45	117.3
	P.lagodechiana	10	323.9 ± 21.1	119.7	1.24	72.2
	P.wittmanniana	20	795.0 ± 39.6	256.0	1.44	208.4
V	*P.caucasica* (Сагурамо)	10	469.7 ± 22.9	124.2	1.35	88.8
	P.tomentosa	20	742.4 ± 30.6	255.8	1.55	242.2

ТАБЛИЦА 3

Относительное количество ДНК у кавказских видов рода *Paeonia*, выраженное в % от количества ДНК у *P.caucasica* из пос. Сагурамо

Виды	2n	Количество ДНК, % (4C)	Виды	2n	Количество ДНК, % (4C)
P.caucasica (Сагурамо)	10	100	*P.lagodechiana*	10	75.0—87.7
P.caucasica (Даба)	10	97.6—100.7	*P.steveniana*	20	175.0—187.4
P.mlokosewitschii	10	105.1—110.0	*P.macrophylla*	20	184.3—188.3
P.ruprechtiana	10	95.3—108.5	*P.wittmanniana*	20	172.3—194.3
P.tenuifolia	10	48.2—72.6	*P.tomentosa*	20	158.1—171.5
P.daurica	10	73.9—81.2	*P.officinalis*	20	162.7

(*Zygophyllaceae*) (Poggio et al., 1986), *Vicia* (*Fabaceae*) (Chooi, 1971), *Lathyrus* (*Fabaceae*) (Narayan, Durrant, 1983), некоторых родов сем. *Ranunculaceae* (Rothfels et al., 1966; Smith, Bennett, 1975), некоторых родов сем. *Asteraceae: Chrysanthemum* (Dowrick, El-Bayoumi, 1969), родов трибы *Anthemidea* (Nagl, Ehrendorfer, 1974), *Microceris* (Price, Bachmann, 1975) и *Crepis* (Jones, Brown, 1976). Аналогичная зако-

номерность наблюдалась и у голосеменных рода *Pinus* (Dhillon, 1980).

До сих пор неясно, носит ли эта зависимость линейный или какой-либо другой характер, так как одни авторы наблюдают линейную (Jones, Rees, 1968; Nagl, Ehrendorfer, 1974; Greilhuber, 1977) зависимость между размером хромосом и содержанием ДНК, другие полагают, что эта зависимость может иметь более сложный характер и быть экспоненциальной (Rothfels et al., 1966; Вахтина и др., 1977). Неоднократно рассматривался вопрос о взаимосвязи количества ДНК и эволюционной продвинутости таксона (El-Lakany, Dugle, 1972; Price, 1976; Bennett, Smith, 1976). Сведения эти противоречивы, и основное противоречие заключается в том, что среди крупных таксонов (на уровне семейств) наблюдается крайне высокий разброс в содержании ДНК, которое не зависит от эволюционного положения таксона. Однако внутри рода или секции часто наблюдается тенденция падения содержания ДНК при специализации видов, например при переходе от многолетних к более эволюционно продвинутым однолетним, как это наблюдалось у некоторых представителей *Asteraceae* (Nagl, Ehrendorfer, 1974; Jones, Browii, 1976), секции *Cracca* рода *Vicia* (Chooi, 1971), рода *Ranunculus* (Smith, Bennett, 1975).

В роде *Paeonia* закономерность уменьшения количества ДНК по мере специализации видов подтверждается: по всем морфологическим признакам наиболее продвинутым и специализированным диплоидным видом является *P.tenuifolia* с наименьшими хромосомами и минимальным содержанием ДНК, а *P.mlokosewitschii*, по-видимому, наименее специализированный из всех кавказских диплоидных видов, обладает самыми крупными хромосомами и максимальным содержанием ДНК.

За счет чего же происходит уменьшение содержания ДНК у диплоидных *Paeonia*? Известно, что изменения кариотипа и содержания ДНК могут идти за счет изменения числа хромосом (анеуплоидия) или за счет хромосомных перестроек, таких как, например, в родах *Crepis* (*Asteraceae*) (Jones, Brown, 1976) и *Bulnesia* (*Zygophyllaceae*) (Poggio et al., 1986), или за счет изменения соотношения гетеро- и эухроматина, как у *Scilla* (Greilhuber, 1979). Однако, как было показано ранее (Пунина, 1987, 1989), у представителей рода *Paeonia* не наблюдается ни анеуплоидии, ни выраженных хромосомных перестроек, ни значительной вариации в количестве гетерохроматина. От вида к виду изменяются только длина и толщина хромосом. Можно предположить, что это происходит за счет изменения степени полинемности хромосом, как это было показано, например, в родах *Vicia* (Wolfe, Martin, 1968), *Anemone* (Rothfels et al., 1966) и *Pinus* (Dhillon, 1980).

В связи с этим интересен вопрос о содержании ДНК у межвидовых гибридов, родительские виды которых различаются по количеству ДНК. Логично ожидать, что эти гибриды должны иметь промежуточное содержание ДНК, как это и было показано, например, у межвидового гибрида *Chrysanthemum segetum* × *Ch.coronarium* (Dowrick, El-Bayoumi, 1969). Однако у гибридов рода *Microceris* была обнаружена иная картина: содержание ДНК в F_1 не было промежуточным и приближалось в каждом из реципрокных скрещиваний к содержанию ДНК у материнского вида. В дальнейшем при самоопылении этих гибридов у растений F_1 в большинстве случаев количество ДНК еще более приближалось к количеству ДНК у материнского вида (Price et al., 1985). В роде *Paeonia* вид *P.lagodechiana* гибридогенного происхождения, его родительскими видами являются *P.caucasica* и *P.mlokosewitschii*. Это было показано экспериментально (Кахеладзе, 1965; Кемулария-Натадзе, 1980). Результаты измерения толщины хромосом *P.lagodechiana* оказались неожиданными. Как уже было отмечено, толщина хромосом *P.mlokosewitschii* 1.64, а *P.caucasica* — 1.37 мкм. Закономерно было предположить, что у гибридных видов толщина хромосом либо будет промежуточной, либо будет приближаться к толщине хромосом одного из родительских видов. Однако хромосомы *P.lagodechiana* имели толщину 1.24 мкм, т.е. меньшую, чем у *P.caucasica*.

М.С.Навашин (Navaschin, 1934) подробно исследовал изменения хромосом у экспериментально полученных гибридов рода *Crepis*. Им было показано исчезновение спутников, удлинение или, наоборот, укорочение всех хромосом одного вида в гибридной цитоплазме, а также исчезновение различий в толщине хромосом у гибридов.

Для этих явлений он предложил термин «амфипластия», разграничив дифференциальную (т.е. затрагивающую только отдельные хромосомы, например исчезновение спутника) и нейтральную (т.е. изменение длины и толщины всех хромосом одного из видов) амфипластию. Нам представляется, что в случае гибридогенных видов рода *Paeonia* мы встречаемся также с амфипластией, которая выразилась в изменении длины хромосом какого-либо из родительских видов, что и привело к нивелировке различий между парами хромосом (Пунина, 1987). Изменение же толщины хромосом могло затронуть оба набора, и, по-видимому, это изменение тоже можно рассматривать как амфипластию.

При определении содержания ДНК у *P.lagodechiana* оказалось, что содержание ДНК у этого вида меньше, чем у любого из родительских видов. Может быть, это объясняется тем, что *P.lagodechiana* эволюционно моложе, чем виды-родители. В таком случае явление нейтральной амфипластии у данного объекта можно объяснить уменьшением степени полинемности хромосом. Однако этот вопрос требует дальнейшего специального исследования на различных гибридах и гибридогенных видах из разных систематических групп.

При изменении содержания ДНК у *P.ruprechtiana* ожидалось, что оно будет бóльшим, чем у *P.caucasica*, поскольку суммарный объем хромосом этого вида почти на 30% больше суммарного объема хромосом у *P.caucasica*. Однако по содержанию ДНК эти виды оказались практически неразличимыми. Морфологически они немного различаются по листьям: у *P.ruprechtiana* листья несколько шире, чем у *P.caucasica*, иногда приближающиеся к ромбовидным, сверху блестящие, без воскового налета (у *P.caucasica* листья сверху матовые из-за воскового налета).

При изучении распределения С-сегментов на хромосомах этих видов (Пунина, 1989) не было выявлено различий, достаточных для выделения *P.ruprechtiana* в самостоятельный вид. Поэтому мы считаем, что *P.ruprechtiana* является лишь разновидностью *P.caucasica*; различия же в длине и толщине хромосом этих видов можно объяснить различной степенью спирализации хромосом и, следовательно, различной плотностью хроматина в митотических хромосомах.

При измерении содержания ДНК у тетраплоидных видов рода *Paeonia* мы не смогли обнаружить какой-либо зависимости между суммарным объемом хромосом и содержанием ДНК. Однако можно видеть, что содержание ДНК у тетраплоидных видов по сравнению с диплоидными в среднем увеличивается в 2 раза, что соответствует в среднем двукратному увеличению суммарного объема хромосом у тетраплоидов по сравнению с диплоидами. Следовательно, у тетраплоидных видов рода *Paeonia* нет уменьшения содержания ДНК на геном.

У представителей иных систематических групп наблюдалось как кратное, так и некратное увеличение количества ДНК на ядро при полиплоидизации. Так, у полиплоидных видов рода *Hordeum* (Bennett, Smith, 1971) и у триплоидного вида *Pushkinia libanotica* (Das, 1977) наблюдалось кратное увеличение количества ДНК при полиплоидизации, т.е. количество ДНК на геном оставалось постоянным. При экспериментальной полиплоидии только при ограниченном уровне полиплоидизации происходит кратное увеличение количества ДНК, а при высоких уровнях плоидности наблюдается резкое падение количества ДНК на геном. Это было показано у *Vicia faba* (Deka, Sen, 1973), *Morus* и *Rosa* (Ахундова, 1974). В природе также наблюдается уменьшение содержания ДНК на геном, например, у полиплоидных видов родов *Betula* (Grant, 1969) и *Festuca* (Seal, 1983). Поэтому пока еще трудно установить, что является решающим фактором при сохранении количества ДНК на геном у тетраплоидных *Paeonia* — их таксономическое положение или низкий уровень полиплоидизации (4x).

Что касается абсолютных размеров хромосом тетраплоидных видов *Paeonia* по сравнению с таковыми у диплоидных видов, то в среднем изменений длины и толщины хромосом при полиплоидизации не происходит, хотя разброс этих показателей уменьшается. В других таксонах обнаружены как уменьшение размеров хромосом при полиплоидизации (Ichicawa et al., 1971; Sharma, 1972), так и их постоянство (Das, 1977). В роде *Chrysanthemum* (Dowrick, El-Bayomi, 1969) у разных видов при

увеличении уровня плоидности наблюдались как уменьшение, так и постоянство размеров хромосом. Полагают, что размер хромосом у полиплоидов уменьшается, когда хромосомы исходных диплоидных видов содержат значительное количество гетерохроматиновых сегментов, и наоборот, если исходные диплоидные виды содержали мало гетерохроматина, то размер хромосом при полиплоидизации не изменялся. Если это так, то в случае *Paeonia* наблюдаемое относительное постоянство размеров хромосом на тетраплоидном уровне можно объяснить малым содержанием гетерохроматина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахундова Э.М. Об изменении содержания ДНК в растительной клетке и хромосоме в связи с полиплоидизацией // Экспериментальный мутагенез растений. Баку: ЭЛМ, 1974. Т. 2. С. 143—145. — *Бродский В.Я.* О способах фиксации и подготовки материала для количественного цитохимического анализа // Цитология. 1960. Т. 2. № 5. С. 605—613. — *Вахтина Л.И., Закирова Р.О., Вахтин Ю.Б.* Межвидовые различия по содержанию ДНК и таксономически значимые признаки в роде *Allium* L. (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 677—684. — *Закирова Р.О., Вахтина Л.И.* Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов *Allium* подрода *Melanocrommyum* (Webb. et Berth.) Wendelbo секции *Melanocrommyum* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 12. С. 1819—1827. — *Кахеладзе Н.А.* Вопрос о происхождении вида *Paeonia chamaeleon* Troitz. и его экспериментальный анализ // Вопросы интродукции растений и зеленого строительства. Тбилиси, 1965. Вып. 2 (71). С. 76—84. (На груз. яз.). — *Кемулария-Натадзе Л.М.* К вопросу номенклатуры и таксономии *Paeonia chamaeleon* Troitzky и его близких видов // Заметки по систематике и географии растений (Тбилиси). 1980. Вып. 36. С. 22—24. — *Магакян Ю.А., Каралова Е.М., Хочикян Р.Э., Аветисян А.С.* Влияние температуры гидролизующего раствора, концентрации кислоты и продолжительности гидролиза на интенсивность реакции Фёльгена // Цитология. Т. 22. № 9. С. 1054—1066. — *Маршак Т.П., Бродский В.Д., Урываева И.В.* Влияние свойств ДНП и условий проведения гидролиза на интенсивность окрашивания при реакции Фёльгена // Онтогенез. 1970. Т. 1. № 4. С. 421—428. — *Пунина Е.О.* Кариологическое изучение кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1504—1514. — *Пунина Е.О.* Кариологическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) при помощи дифференциального окрашивания хромосом методом Гимза // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 332—339. — *Bennett M.D., Smith J.B.* The 4C nuclear DNA content of several *Hordeum* genotypes // Canad. J. Genet. Cytol. 1971. Vol. 13. N 3. P. 607—611. — *Bennett M.D., Smith J.B.* Nuclear DNA in Angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1976. Vol. 274. N 933. P. 227—274. — *Chooi W.J.* Variation in nuclear DNA content in the genus *Vicia* // Genetica. 1971. Vol. 68. N 2. P. 195—211. — *Das P.K.* Chromosomes of diploid and triploid *Puschkinia libanotica* L. // Curr. Sci. 1977. Vol. 76. N 6. P. 194—195. — *Deka P., Sen S.K.* Decrease in chromosomal DNA content at higher polyploidy level in *Vicia faba* root meristems // Canad. J. Genet. Cytol. 1973. Vol. 15. N 4. P. 863—865. — *Dhillon S.* Nuclear volume, chromosome size and DNA content relationships in three species of *Pinus* // Cytologia. 1980. Vol. 45. N 3. P. 555—560. — *Dowrick G.I., El-Bayoumi A.S.* Nucleic acid content and chromosome morphology in *Crysanthemum* // Genet. Res. 1969. Vol. 13. N 3. P. 241—250. — *El-Lakany M.H., Dugle J.R.* DNA content in relation to phylogeny of selected boreal forest plants // Evolution. 1972. Vol. 26. N 3. P. 427—434. — *Grant W.F.* Decreased DNA content of birch (*Betula*) chromosomes at high ploidy as determinated by cytophotometry // Chromosoma (Berl.). 1969. Vol. 26. N 3. P. 326—336. — *Greilhuber J.* Nuclear DNA and heterochromatin contents in the *Scilla hohenackeri* group, *S.persica* and *Puschkinia scilloides (Liliaceae)* // Plant Syst. Evol. 1977. Vol. 128. N 3-4. P. 243—257. — *Greilhuber J.* Evolutionary changes of DNA and heterochromatin amount in the *Scilla bifolia* group *(Liliaceae)* // Plant Syst. Evol. 1979. Suppl. 2. P. 263—280. — *Ichikawa S., Sparrow A.H., Frankton C., Nouman A.F., Smith E.B., Pond V.* Chromosome number, volume and nuclear volume relationships in a polyploid series (2x—20x) of the genus *Rumex* // Canad. J. Genet. Evol. 1971. Vol. 13. N 4. P. 842—863. — *Jones R.N., Brown L.M.* Chromosome evolution and DNA variation in *Crepis* // Heredity. 1976. Vol. 36. N 1. P. 91—104. — *Jones R.N., Rees H.* Nuclear DNA variation in *Allium* // Heredity. 1968. Vol. 23. N 4. P. 591—605. — *Nagl W., Ehrendorfer F.* DNA content, heterochromatin, mitotic index and growth in perrenial and annual *Anthemidea (Asteraceae)* // Plant Syst. Evol. 1974. Vol. 123. N 1. P. 35—54. — *Narayan*

R.K.J., *Rees H.* Nuclear DNA variation in *Lathyrus* // Chromosoma. 1976. Bd 54. H. 2. S. 141—154. — *Narayan R.K.J.*, *Durrant A.* DNA distribution in chromosomes of *Lathyrus* species // Genetica (Ned.). 1983. Vol. 61. N 1. P. 47—53. — *Navaschin M.* Chromosome alteration caused by hybridization and their bearing apon certain general genetic problems // Cytologia. 1934. Vol. 5. P. 169—203. — *Poggio L.*, *Wulff A.F.*, *Hunziker J.H.* Chromosome size, nuclear volume and DNA content in *Bulnesia (Zigophyllaceae)* // Darwiniana. 1986. Vol. 27. N 1—4. P. 25—38. — *Price H.J.* Evolution of DNA content in higher plants // Bot. Rev. 1976. Vol. 42. N 1. P. 27—52. — *Price H.J.*, *Bachmann K.* DNA content and evolution in Microceridinae // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 3. P. 262—267. — *Price H.J.*, *Chamber K.L.*, *Bachmann K.*, *Riggs J.* Inheritanse of nuclear 2C DNA content in a cross between *Microseris douglassi* and *M.bigelovii (Asteraceae)* // Biol. Zbl. 1985. Vol. 104. N 3. P. 269—276. — *Rees H.*, *Jones R.N.* The origin of wide species variation in nuclear DNA content // Intern. Rev. Cytol. 1972. Vol. 32. P. 53—92. — *Rees H.*, *Cameron F.M.*, *Hazarika M.H.*, *Jones G.H.* Nuclear variation between diploid Angiosperms // Nature. 1966. Vol. 211, N 5051. P. 828—830. — *Rothfles K.*, *Sexsmith E.*, *Heimburger M.*, *Krause M.O.* Chromosome size and DNA content of species of *Anemone* L. and related genera (*Ranunculaceae*) // Chromosoma. 1966. Vol. 20. N 1. P. 54—74. — *Seal A.G.* DNA variation in *Festuca* // Heredity. 1983. Vol. 50. N 3. P. 225—236. — *Sharma A.K.* Polyploidy and chromosome size // Chromosome today. 1972. Vol. 3. P. 248—252. — *Smith J.B.*, *Bennett M.D.* DNA variation in the genus *Ranunculus* // Heredity. 1975. Vol. 35. N 2. P. 231—239. — *Sparrow A.H.*, *Miksche J.P.* Correlation of nuclear volume and DNA content with higher plant tolerance to chronic radiation // Science. 1961. Vol. 134. N 3474. P. 282—283. — *Vahs W.* Die Bedentung der Hydrolysa — Art in der Feulgen—Cytophotometrie ven Kernen mit uferschiedlichen Ploidiegraden // Histochemie. 1973. Bd 33. H. 4. S. 341—348. — *Wolfe S.L.*, *Martin P.G.* The ultrastructure and strandedness of chromosomes from two species of *Vicia* // Exper. Cell Res. 1968. Vol. 50. N 1. P. 140—150.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 IV 1990

SUMMARY

The relative DNA content in 11 species of *Paeonia (Paeoniaceae)* was determined. A direct non-linear dependence between DNA content and mitotic chromosome volume was demonstrated in diploid species (2n=10) and the tendency for decrease in DNA content with specialization of the species was shown. There is no regular pattern of DNA content variation among tetraploid species. Based on the DNA content the identity of *P.ruprechtiana* (2n=10) is discussed.

УДК 581.524.444(517.3)

Е.А.Волкова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВЫСОКОГОРИЙ МОНГОЛИИ

E.A.VOLKOVA. THE HIGHMOUNTAIN VEGETATION OF MONGOLIA

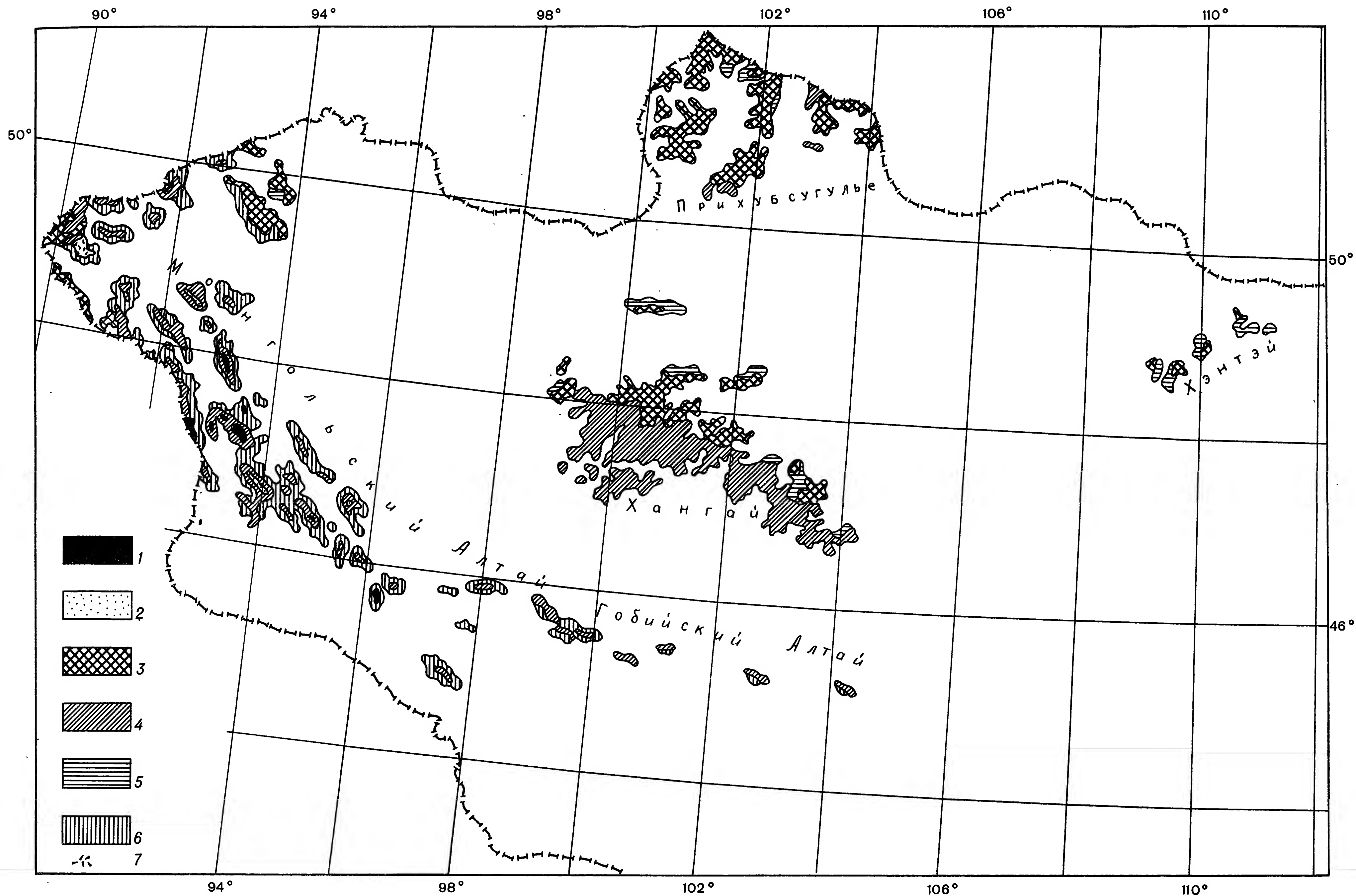
Дана характеристика высокогорных типов растительности Монголии: тундр, криоксерофитнотравяной растительности, криофитных подушечников, криопетрофитной, луговой и болотной растительности. Рассмотрены их географическое распространение и типология. Для наиболее распространенных ассоциаций приведены сводные таблицы описаний. Показаны связь высокогорных сообществ с условиями среды, их высотное распространение на различных горных хребтах Монголии.

Высокогорная растительность имеет широкое распространение на территории Монголии. Высокогорные сообщества формируют растительный покров верхнего пояса таких горных систем, как Хангай, Хэнтэй, Монгольский и Гобийский Алтай, а также гор Прихубсугулья (см.рисунок). При этом наблюдается значительное фитоценотическое разнообразие высокогорной растительности в различных горных системах, что прежде всего связано с зональным положением хребтов и с разнообразием высокогорных ландшафтов.

По классификации А.И.Толмачева (1948), наиболее распространенными типами высокогорных ландшафтов северной Азии являются альпийские и гольцовые. Как известно, характерный тип альпийской растительности — низкотравные ковровые формации, тяготеющие к луговому типу растительности. Они существуют в условиях достаточного и незастойного увлажнения при отсутствии вечной мерзлоты. Альпийский тип высокогорий (в классическом смысле) характерен для гор неморальной области. В горах Средней Азии, Алтая существуют сходные с альпийскими ковровые луга, имеющие, однако, свою специфику из-за различий в зональных климатических условиях. Поэтому нам кажется более правильным называть их не альпийскими, а альпинотипными, как это предложил В.Б.Сочава (1980).

Для гольцового типа высокогорных ландшафтов характерны формации так называемых нивелированных кустарников и кустарничков, которые наиболее близки к тундровому типу растительности. Гольцовым ландшафтам свойственны суровые зимы, недостаток зимних осадков, часто застойное увлажнение и развитие вечной мерзлоты почвы. Гольцовые ландшафты широко представлены в горах таежной и степной областей.

Высокогорьям внутриконтинентальных районов Азии, к которым относится и большинство горных хребтов Монголии, свойственны особые ландшафты, основными чертами которых являются выровненный платообразный рельеф, широкое развитие микрорельефа мерзлотного происхождения и связанное с этим перераспределение почвенной влаги; длительные суровые малоснежные зимы; короткое с небольшим количеством осадков лето; интенсивное промерзание почвы вплоть до образования многолетнемерзлых грунтов; отсутствие ледников на большинстве вершин и вследствие этого отсутствие постоянного притока воды; сильные иссушающие ветры. Таким образом, высокогорные ландшафты этого типа наиболее аридные по сравнению с альпийскими и гольцовыми. Основной тип растительных сообществ этих ландшафтов — высокогорные кобрезники и осочники, аналоги которых трудно найти не только на равнинах, но и в других горах.



Распределение высокогорных типов растительности в горах Монголии.

1 — криофитные подушечки; *2* — криопетрофитная растительность; *3* — высокогорные тундры; *4* — кримезоксерофитно- и криоксерофитнотравяная растительность; *5* — подгольцовые редколесья; *6* — криофитные степи; *7* — скалы, лишенные растительности.

Зак. 2198

Чаще всего кобрезники вместе с белоусовыми сообществами относились к особому подтипу лугов — пустошным лугам (Шенников, 1941; Работнов, 1974). А.И.Толмачев (1948) назвал сообщества кобрезников криофитными лугами, так же называет их в своих работах И.А.Банникова (1978, 1983). А.А.Юнатов (1950) относит эти сообщества к низкотравным лугам. Некоторые исследователи рассматривают кобрезники среди травянистых тундр (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Седельников, 1985). В ранее опубликованных работах, посвященных горам южной Монголии, мы относили кобрезники и осочники к категории низкотравных криофитных лугов (Волкова, 1982, 1984, 1985, 1986а).

Однако представляется более правильным мнение Б.А.Юрцева (1981) о целесообразности выделения сообществ с доминированием видов родов *Kobresia* и *Carex*, которые широко распространены в высокогорных, а также в горноарктических ландшафтах, в особый тип травяной криоксерофитной и криомезоксерофитной растительности. Это название хотя и неудобно для использования, но наиболее верно отражает особенности данного типа растительности, подтверждением чего могут служить интересные эколого-физиологические исследования, проведенные в кобрезиевом сообществе Восточного Хангая (Банникова и др., 1980; Горная ..., 1983; Измайлова, 1986). Результаты изучения водного режима основных доминантов сообществ *Kobresia myosuroides*[1] и *Carex rupestris* показали, что оба эти растения по общему характеру и путям регуляции водного режима сходны со степными дерновинными растениями, которым свойственны экономный расход воды на испарение, высокие значения водоудерживающей способности и осмотического давления в клетках. Такие особенности водообмена обычны для растений засушливых местообитаний. Однако эти авторы считают, что ксероморфные черты водного режима кобрезии и осоки в значительной степени определяются также неблагоприятным температурным режимом и свидетельствуют о криофильности этих видов. Говоря в целом об экобиоморфе этих растений, можно отнести их к травянистым многолетникам криоксерофитного облика, обладающим высокой экологической пластичностью.

Изучение кобрезиевых и осоковых сообществ показало довольно пестрый состав доминирующих экологических групп видов, слагающих эти сообщества. Особенно это проявляется на разных высотных уровнях. В нижнем подпоясе кобрезников и осочников, где наблюдается переход от степных сообществ, максимально представлена группа криоксерофитов. В верхнем же подпоясе наряду с криоксерофитами в сообществах участвуют криомезоксерофиты и даже могут присутствовать отдельные виды криогигрофитов.

Говоря о закономерностях распределения высокогорной растительности Монголии, следует прежде всего сказать о существенных различиях в колонках поясности горных хребтов, связанных с их зональным положением. Впервые типологию поясности для монгольских гор осуществил Юнатов (1950), выделив бореальный и аридный типы поясности и подразделив их далее на варианты поясности. В работе З.В.Карамышевой (1988) эта схема уточнена и детализирована. Нами разработана типология поясности для Монгольского и Гобийского Алтая (Волкова, 1984, 1986б).

Для территории Монголии характерны два класса типов поясности — бореальный и аридный. Первый включает в себя суббореальную, бореальнолесную и высокогорнотундровую растительность. Аридному классу свойственны лишь аридные и субаридные типы растительности. К бореальному классу может быть отнесена, таким образом, растительность гор Прихубсугулья, Хэнтэя, северо-западной (граничащей с Китаем) части Монгольского Алтая, хребтов Цаган-Шибэту,[2] Тургэн и Хайрхан-Ула (Хархира), а также северного макросклона хр.Хан-Хухийн-Ула и магистрального хр.Хангая, хребтов Булнай, Тарбагатай. Растительность большей части

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Определителю сосудистых растений Монголии» В.И.Грубова (1982). Для некоторых видов даны их приоритетные названия (например, *Kobresia myosuroides*). Род *Potentilla* был обработан I.Soják.

[2] Все географические названия приведены по карте «Монгольская Народная Республика». М. 1 : 3 000 000. М.: ГУГК, 1975.

Монгольского Алтая, всего Гобийского Алтая и южного макросклона Хангая может быть отнесена к аридному классу типов поясности.

Несмотря на довольно большую общность, возникшую в период оледенения, растительность высокогорий имеет региональную специфику, связанную с современными природными условиями. Так, в северных горах Монголии (бореального класса), где развит таежный пояс, высокогорья всегда начинаются с переходного пояса подгольцовых редколесий, постепенно переходящих в высокогорные тундры. Тундровый (или гольцовый) пояс неоднороден, так как наряду с тундровыми сообществами здесь встречаются криоксерофитнотравяные, а также луговые сообщества, однако в строении растительного покрова они имеют подчиненное значение.

В безлесных горах аридного класса типов поясности переход от горных степей к высокогорной растительности происходит через своеобразные криофитные степи, которые Юнатов (1948, 1950) называл «альпийскими степями». В высокогорьях этого типа господство принадлежит криоксерофитнотравяной растительности. Луговая растительность играет еще меньшую роль, чем в гольцовых высокогорьях. В наиболее криоаридных условиях появляется еще один тип высокогорной растительности — криофитные подушечники.

Таким образом, в высокогорьях Монголии господствующими являются два типа растительности — тундровый и криоксерофитнотравяной, что не раз отмечалось в обобщающих ботанико-географических работах, а также на картах растительности Монголии (Юнатов, 1950; Карамышева, 1981, 1986; Карта ..., 1990). Другие типы высокогорной растительности не имеют ландшафтного значения и занимают небольшие площади в местообитаниях, отличающихся от фоновых. Это сообщества высокогорных лугов, болот, криофитных подушечников, а также криопетрофитной растительности.

Не останавливаясь в данной статье на характеристике подгольцовых редколесий и криофитных степей как переходных типах, перейдем непосредственно к описанию высокогорных типов растительности.

Высокогорные тундры

Тундровые сообщества встречаются в подгольцовом и гольцовом поясах хребтов Северной Монголии на разных абсолютных высотах. Для гор Прихубсугулья указывается интервал высот их распространения от 1900 до 2600 м над ур. м. (Батраева и др., 1972). Нижняя граница высокогорных тундр Хэнтэя — 2000—2500 м (Юнатов, 1950). На северном макросклоне Хангая эта граница проходит на высоте 2500—2600 м (Банзрагч и др., 1974; Банзрагч, Мунхбаяр, 1978; Мунхбаяр, 1988). На таких же высотах отмечена нижняя граница высокогорных тундр и в северной части Монгольского Алтая (Бекет, 1989).

Нижнюю, переходную от редколесий полосу высокогорных тундр, так же как и в горах Сибири, обычно образуют сообщества нивелированных кустарников, и прежде всего ерники (сообщества низкорослых берез). Ерниковые тундры распространены преимущественно по выровненным и слабонаклонным местообитаниям — седловинам, гольцовым террасам, пологим склонам, где скапливается снеговой покров. Жизненная форма нивелированных кустарников — это результат длительной адаптации к криофитным условиям высокогорий. Так, зимой под влиянием сильных морозов и снеговой эрозии происходит отмирание верхушечных ветвей, выступающих над снеговым покровом.

Основной доминант ерниковых тундр — *Betula rotundifolia*. Сообщества, образованные этим видом, отличаются высоким проективным покрытием (до 90—100%). Наиболее характерные ассоциации в горах Северной Монголии — моховые и мохово-травяные ерники. Первые обычно связаны с условиями застойного увлажнения. В них, помимо основного доминанта *B.rotundifolia*, образующего верхний ярус, хорошо развит моховый покров из зеленых мхов: *Hylocomium splendens, Aulacomnium palustre* и др. Видовой состав таких сообществ достаточно беден.

Мохово-травяные ерники встречаются на более дренированных участках. Они значительно богаче по видовому составу. Характерным видом в таких сообществах является *Festuca altaica*, кроме того, виды рода *Carex, Pachypleurum alpinum* и другие виды.

В горах Прихубсугулья, помимо *Betula rotundifolia*, встречаются и сообщества *B.humilis*. Небольшие площади в этой полосе высокогорных тундр иногда занимают ивовые сообщества (*Salix glauca, S.recurvigemmis, S. divaricata*).

В горах Прихубсугулья, а также в хребтах Булнай и Тарбагатай Хангайского нагорья распространен еще один тип кустарниковых тундр — рододендроновые тундры. Они обычно связаны с крутыми каменистыми склонами. Доминируют *Rhododendron parvifolium*, а на карбонатных породах — *R.adamsii*. Распределение видов в рододендроновых сообществах часто пятнистое. Выделяются синузии лишайников (рода *Cladonia*), мхов (*Rhytidium rugosum, Hylocomium splendens*), дриад (*Dryas oxyodonta, D. punctata*) и кустарников (*Betula rotundifolia, Ribes altissima, Berberis sibirica*).

В хребтах Хайрхан-Ула, Цаган-Шибэту кустарниковые тундры иногда образуют сочетания с небольшими участками моховых тундр (*Dicranum congestum, Thuidium abietinum, Tortula fragilis, Aulacomnium turgidum*) (Бекет, 1989). В горах Прихубсугулья, особенно восточного, в достаточно увлажненных местообитаниях на больших площадях распространен тип кустарниково-моховых тундр (Карта ..., 1989), в которых доминируют мхи *Aulacomnium turgidum, Polytrichum juniperinum, Rhytidium rugosum*, а из кустарников участвуют *Betula rotundifolia, B. humilis, Rhododendron parvifolium*.

В целом кустарниковые и моховые тундры в горах Северной Монголии не имеют такого широкого распространения, как в горах Южной Сибири.

Вторая высотная полоса горных тундр отличается большой неоднородностью. Здесь обычно образуют сочетания сообщества кустарничковых, кустистолишайниковых, травянистых тундр, а также кобрезники, но большой роли в сложении растительного покрова последние не играют.

Наиболее распространенная формация кустарничковых тундр — дриадовая из *Dryas oxyodonta*. Дриадовые тундры относятся к типу шпалернокустарничковых тундр. Некоторые авторы (Малышев, 1965; Седельников, 1988) рассматривают их как особый тип растительности, отличающийся от обычных кустарничковых тундр. Как правило, дриадовые сообщества приурочены к сильнощебнистым местообитаниям по выровненным водоразделам, гольцовым террасам, пологим каменистым склонам со сдуваемым в зимний период снегом.

Дриадовые тундры распространены во всех высокогорьях Северной Монголии и фрагментарно заходят даже в безлесные хребты Монгольского Алтая. Для этой формации характерно довольно большое типологическое разнообразие, причем часто сообщества различных ассоциаций образуют сочетания, связанные с неоднородностью микрорельефа, степенью каменистости и мощности снежного покрова.

Если для гор Южной Сибири наиболее характерной является группа ассоциаций лишайниково-дриадовых тундр (Седельников, 1988), то для северомонгольских высокогорий следует отметить прежде всего кобрезиево-дриадовую группу ассоциаций, где доминируют *Dryas oxyodonta, Kobresia myosuroides*, участвуют также *Polygonum viviparum, Dracocephalum grandiflorum, Minuartia biflora, Hierochloë alpina*, а иногда и стелющаяся ивка *Salix rectijulis*.

Из других типов дриадовых тундр можно назвать осоково(*Carex rupestris, C.stenocarpa*)-дриадовые, разнотравно(*Polygonum viviparum, Oxytropis strobilacea, Schultzia crinita*)-дриадовые. Для северных хребтов Монгольского Алтая У. Бекет (1989) указывает злаково-дриадовые остепненные тундры (*Festuca lenensis, Helictotrichon altaicum, Aster alpinus*).

Другие формации кустарничковых тундр не имеют такого широкого распространения. Во всех хребтах на ограниченных площадях встречаются сообщества стелющихся ив: *Salix berberifolia, S. nummularia*. Значительно реже (хребты Тарбагатай, Булнай, горы Прихубсугулья) распространены водяничные (*Empetrum sibiricum*) и голубичные (*Vaccinium uliginosum*) тундры (Карамышева, 1986).

Если в высокогорьях Южной Сибири типичным компонентом растительного покрова являются кустистолишайниковые тундры, то в горах Северной Монголии их роль заметно падает. Они распространены в Прихубсугулье и в самых северных пограничных хребтах Цаган-Шибэту и Хайрхан-Ула. Доминируют в этих сообществах лишайники *Cladonia arbuscula, C. alpestris, Cetraria cucullata, Stereocaulon paschale* и др. Чаще всего они формируют кобрезиево (*Kobresia myosuroides*) -лишайниковые и дриадово (*Dryas oxyodonta*) -лишайниковые сообщества. В других хребтах Монгольского Алтая и Хангая площади, занятые лишайниковой тундрой, невелики.

Из травянистых тундр наиболее характерны осоковые тундры из *Carex ensifolia* и *C.stenocarpa.* Этот тип сообществ разные авторы относят к разным типам растительности — к луговому, болотному, тундровому. Нам кажется наиболее правильным, как это предлагает Л.И.Малышев (1963, 1965), выделение их в особую группу луготундр и отнесение к тундровой растительности. Осоковые тундры встречаются обычно по широким днищам долин, по пологим склонам и замкнутым понижениям. Для таких местообитаний характерно наличие близкой мерзлоты, что обусловливает плохой дренаж и постоянное избыточное увлажнение. В северо-западной части Монгольского Алтая встречаются разнотравно-ивковые осочники, в которых примерно в равном обилии участвуют *Carex ensifolia, C. stenocarpa*, кустарничковые ивы *Salix rectijulis* и *S.turczaninovii*, а также такие виды, как *Schultzia crinita, Viola altaica, Pedicularis amoena.* Для Прихубсугулья характерны чистые сообщества из *Carex ensifolia* и кустарниково-осоковые тундры (*Carex ensifolia, Betula humilis, Salix glauca*) (Батраева и др., 1972; Карта ..., 1989).

Самые верхние уровни гольцовых высокогорий заняты лишайниковыми и мохово-лишайниковыми тундрами. Причем наряду с петрофитными кустистыми лишайниками *Alectoria ochroleuca, Cetraria nivalis* и др. основную роль здесь играют эпилитные накипные и листоватые лишайники из родов *Rhizocarpon, Aspicilia, Parmelia* и др. Они покрывают самые высокие плоские вершины и гребни, каменистые россыпи, курумы. Некоторые авторы (Седельников, 1988) считают группировки эпилитных лишайников фитоценозами, так как они имеют покрытие до 75%, хорошо выраженную горизонтальную, а иногда и вертикальную структуру, наличие доминирующих и постоянных видов, взаимосвязь между видами. Наряду с лишайниками в этой полосе высокогорий среди каменистых россыпей встречаются единичные представители высших криопетрофитов: *Rhodiola quadrifida, Cerastium lithospermifolium, Papaver pseudocanescens* и др.

Высокогорная криомезоксерофитно- и криоксерофитнотравяная растительность

Как указывалось выше, криомезоксерофитно- и криоксерофитнотравяная растительность имеет свой фитоценотический оптимум в высокогорьях Монгольского и Гобийского Алтая, а также на южном макросклоне Хангая, где она образует самостоятельный пояс. В Монгольском Алтае и в самых высоких хребтах Гобийского Алтая четко прослеживаются два подпояса криоксерофитнотравяной растительности — нижний подпояс остепненных кобрезников и осочников, верхний подпояс умеренно влажных кобрезников и осочников. На Хангае остепненные кобрезники образуют узкую полосу, а во многих хребтах Гобийского Алтая они встречаются в качестве элемента сочетания в подпоясе криофитных степей.

Нижняя граница распространения кобрезников и осочников значительно колеблется в разных горных массивах. На южном макросклоне Хангая она находится на высоте 2700 м над ур.м., в северных хребтах Монгольского Алтая эти сообщества начинаются на отметках 2800—2900 м, в центральной части Монгольского Алтая — на высотах 2900—3000, в хребтах Гобийского Алтая они поднимаются на отметки 3000—3200 м. В самом южном хребте Адж-Богдо кобрезники были отмечены с высоты 3400 м.

Остепненные кобрезники и осочники — это переходный тип сообществ, отражающий генетические связи между степной и криоксерофитнотравяной растительностью. В аридных горах уже в течение большей части четвертичного периода в результате выклинивания лесного пояса происходил флористический обмен между высокогорьями и степными сообществами средне- и низкогорий.

Сообщества остепненных кобрезников и осочников обычно занимают пологие склоны и выровненные поверхности, откуда сдувается маломощный снеговой покров. Увлажнение происходит в основном при сезонном оттаивании мерзлоты. При этом в первой половине вегетационного периода почва может быть достаточно увлажнена, тогда как во второй половине лета после оттаивания верхнего слоя почвы и сброса избыточной влаги увлажнение значительно уменьшается. Под остепненными кобрезниками и осочниками образуются темноцветные дерново-перегнойные глубокомерзлотные почвы, отличающиеся резкой контрастностью гидротермического режима.

Основной эдификатор монгольских кобрезников — палеоарктический вид *Kobresia myosuroides*. Наиболее распространенный тип сообществ остепненных кобрезников — криофитноразнотравно-злаковые кобрезники. Они отмечены для Хангая (Карамышева, Банзрагч, 1977; Горная ..., 1983); встречаются в Монгольском Алтае, хотя занимают здесь значительно меньшие площади, чем смешанные кобрезники из *K.myosuroides* и *K.smirnovii*; описаны (Волкова, Рачковская, 1980) во многих хребтах Гобийского Алтая, а также в хребте Байтаг-Богдо-Нуру, который расположен на юге впадины Барун-Хурай и принадлежит к системе Гобийского Тянь-Шаня.

Основными содоминантами в таких сообществах являются степные злаки: *Festuca lenensis, Poa attenuata, Koeleria altaica, Helictotrichon mongolicum, H. asiaticum.* Криофитное разнотравье представляют такие виды, как *Potentilla nivea, P. gelida, Oxytropis chionophylla, O.oligantha, Eritrichium pauciflorum, Saxifraga hirculus* и др. В этих сообществах участвует и степное разнотравье: *Aster alpinus, Leontopodium ochroleucum, Silene jenisseensis.* За счет дерновин кобрезий, занимающих до 40—50% площади, в таких сообществах образуется плотный сомкнутый покров с общим проективным покрытием до 90—95%.

Эдификаторами остепненных кобрезников бывают и другие виды кобрезий: *Kobresia filifolia* и *K.simpliciuscula* в Западном и Центральном Хангае, *K.smirnovii* в Монгольском Алтае, *K.humilis* в хребте Хан-Хухийн-Ула, в юго-восточных хребтах Монгольского Алтая и хребтах Гобийского Алтая. Особенно интересны сообщества вида *K.humilis*, считавшегося ранее тяньшаньско-памироалайским. Как показали наши исследования, роль сообществ *K.humilis* в растительном покрове таких горных хребтов, как Бурхан-Буда, Гичгэнийн-Нуру, Баян-Цаган-Нуру, довольно значительна. Для этих хребтов наиболее характерны криофитноразнотравно-злаково-осоковые кобрезники, в которых в качестве содоминанта выступает *Carex rupestris*. Роль степных злаков и их разнообразие достаточно велики, это — *Festuca lenensis, F.sibirica, Poa attenuata, Helictotrichon mongolicum, Agropyron aegilopoides.* Преобладающие виды криофитного разнотравья сходны с таковыми в кобрезниках из *Kobresia myosuroides.*

В хребтах Монгольского Алтая наиболее широко распространены остепненные осочники из *Carex rupestris*. При этом фон образуют злаково-криофитноразнотравно-осоковые сообщества (табл.1), которые сочетаются с небольшими по площади пятнами более влажных кобрезников (*Kobresia myosuroides, K. smirnovii*) в плоских понижениях.

В центральной части Монгольского Алтая выделяются своеобразные ассоциации злаково-подушечниковоразнотравных осочников из *Carex rupestris*, в которых доминирующая роль среди криофитного разнотравья принадлежит растениям подушковидной формы роста: *Stellaria pulvinata, Arenaria formosa, Eritrichium villosum, Saussurea leucophylla.* Большая часть этих видов встречается и в других типах остепненных кобрезников и осочников, но они нигде не играют роли содоминантов. Характерная черта сообществ этого типа — наличие синузии степного лишайника *Parmelia vagans.*

ТАБЛИЦА 1

Сводный список описаний злаково-криофитноразнотравно-осоковой (*Carex rupestris*) ассоциации

Название горного хребта, положение в рельефе	Ганц-Модны-Ула, 3100 м над ур. м., плоская вершина	Дэлюн-Ула, 3100 м над ур. м., пологий сев.-зап. склон	Их-Ула, 3000 м над ур. м., пологий сев. склон	Сайлюгем, 2900 м над ур. м., пологий южн. склон
№ описания, год	85, 1983	96, 1983	180, 1983	35, 1988
Состав сообществ	Общее проективное покрытие, %			
	80	80	70	70
Осоки и кобрезии				
Carex rupestris	cop2; 45	cop2; 45	cop2; 40	cop1-cop2; 30
C. stenocarpa	—	—	sol-sp; 3—5	—
Kobresia myosuroides	—	—	sp; 5—8	sol
K. smirnovii	sol	sp gr; 5	—	sp; 5—8
Травянистые многолетники				
Oxytropis oligantha	sp-cop1; 10	sp; 5—7	sp; 5	—
O. chionophylla	—	—	—	sol-sp; 2
O. strobilacea	—	—	—	sol-sp; 2
O. bungei	—	—	—	sol
Potentilla nivea	sp; 5	sol-sp; 2	sp; 5	sp; 3
P. gelida	—	sp; 5	sol	—
P. sericea	sol	—	sol	—
Arenaria formosa	—	—	sol-sp; 3	—
A. meyeri	sp; 5	sol-sp; 2	—	sp; 5
Stellaria pulvinata	sol-sp; 2	—	sol-sp; 2	—
S. petraea	—	—	—	sol-sp; 2
Melandrium apetalum	—	sol	—	—
Saussurea leucophylla	sp; 5	sol	sol-sp; 2	sol-sp; 3
Leontopodium ochroleucum	—	—	—	sp; 3
Thalictrum alpinum	sol	sol	—	sp; 3
Ranunculus pedatifidus	—	—	sol	sol; 1
Draba oreades	—	—	sol; 1	sol-sp; 2
Smelovskia alba	sol	sol-sp; 2	sol	—
Polygonum viviparum	—	—	—	sp; 5
P. ellipticum	—	sol-sp; 2	—	—
Saxifraga sibirica	—	sol; 1	sol	—
S. hirculus	—	sol	—	—
Eritrichium villosum	—	sol-sp; 3	—	—
Pachypleurum alpinum	sol	sol	—	sol
Androsace chamaejasme	sol-sp; 2	—	sol-sp; 2	—
Papaver pseudocanescens	sol	sol-sp; 2	—	sol
Pedicularis amoena	sol	sol-sp; 2	—	—
Злаки				
Festuca lenensis	sp; 5	sp; 8	sp; 8	sol-sp; 2
F. brachyphylla	sol	sol	—	—
Poa attenuata	sp; 5	sp; 3	sol-sp; 2	sp; 8
Deschampsia koelerioides	—	—	sol	—
Полыни				
Artemisia dolosa	—	—	sol	sol-sp; 3
Лишайники				
Parmelia vagans	—	sp; 10	—	sp; 5
P. taractica	—	—	—	sol

Примечание. Цифрами обозначено проективное покрытие видов, %; если величина покрытия менее 1 %, то оно не приводится.

Умеренно влажные кобрезники и осочники могут образовывать верхний подпояс криоксерофитнотравяной растительности в горах Монгольского и Гобийского Алтая, Южного Хангая, а также быть элементом сочетания высокогорнотундрового пояса гор Северной Монголии. Они произрастают в наиболее высоких (привершинных) частях горных хребтов, для которых характерно широкое развитие курумов, каменных полигонов, солифлюкционных просадок и выпучивания грунта, т.е. пестрота микроформ рельефа и микроклимата и связанная с этим неоднородность растительного покрова. Обычно местообитания умеренно влажных кобрезников и осочников более увлажнены, чем остепненных, однако они отличаются такой же нестабильностью гидротехнического режима.

По составу сообществ умеренно влажные кобрезники и осочники отличаются от остепненных отсутствием в них (или очень незначительной ролью) степных злаков и степного разнотравья, а также увеличением роли криофитного разнотравья. В северных горах, кроме того, участвуют лесные и луговые виды. Основной эдификатор сообществ — *Kobresia myosuroides*. Наиболее распространенной ассоциацией является криофитноразнотравно-кобрезиевая (табл. 2). Такие сообщества можно встретить практически во всех горных системах Монголии. Состав видов криофитного разнотравья несколько варьирует в разных горных хребтах, однако ядро характер-

ТАБЛИЦА 2

Сводный список описаний криофитноразнотравно-кобрезиевой (*Kobresia myosuroides*) группы ассоциаций

Название горного хребта, положение в рельефе	Мунх-Хайрхан (Монгольский Алтай), сев. макросклон, 3000 м над ур. м.	Бага-Богд-Ула (Гобийский Алтай), сев. макросклон, 2900 м над ур. м.	Сев.-вост. макросклон Хангая, 2500 м над ур. м.
№ описания, год	24, 1986	8, 1977	112, 1972
Название сообщества	Осоково-криофитноразнотравно-кобрезиевое	Криофитноразнотравно-кобрезиевое	Криофитноразнотравно-кобрезиевое
Состав сообществ	Общее проективное покрытие, %		
	90	90	80
Кобрезии и осоки			
Kobresia myosuroides	cop_1; 30	cop_1; 45	cop_1; 35
K. smirnovii	sp; 10	—	—
K. filifolia	—	—	sol-sp; 5
K. humilis	—	sol	—
Carex stenocarpa	sp-cop_1; 15	—	—
C. rupestris	sp; 5	—	—
C. pediformis	—	sol; 1—2	—
C. angarae	—	—	sol-sp; 5
Травянистые многолетники			
Oxytropis oligantha	sol-sp; 3	sp; 5	—
Oxytropis sp.	—	—	sol-sp; 3
Hedysarum gmelinii	sol-sp; 2	—	—
Potentilla nivea	sp; 5	sp; 8	sol-sp; 3
Sanguisorba officinalis	—	sol; 1	sol-sp; 5
Stellaria petraea	—	sol-sp; 2	—
Cerastium cerastoides	sol; 1	sol; 1	—
Melandrium apetalum	sol-sp; 2	sol	—
Dianthus versicolor	—	—	sol
Aster alpinus	—	sol	—
Leontopodium ochroleucum	—	sol; 1	—
Senecio campester	—	sol-sp; 2	—
Thalictrum alpinum	sol-sp; 1	—	sp; 3
Ranunculus pedatifidus	—	—	sol

Название горного хребта, положение в рельефе	Мунх-Хайрхан (Монгольский Алтай), сев. макросклон, 3000 м над ур. м.	Бага-Богд-Ула (Гобийский Алтай), сев. макросклон, 2900 м над ур. м.	Сев.-вост. макросклон Хангая, 2500 м над ур. м.
№ описания, год	24, 1986	8, 1977	112, 1972
Название сообщества	Осоково-криофитноразнотравно-кобрезиевое	Криофитноразнотравно-кобрезиевое	Криофитноразнотравно-кобрезиевое
Состав сообществ	Общее проективное покрытие, %		
	90	90	80
Anemone crinita	—	sol	sol-sp; 3
Trollius asiaticus	—	sol	sol; 1
Smelovskia alba	sol-sp; 3	—	—
Polygonum viviparum	sp; 5	cop$_1$; 10	sp; 8
Rumex acetosa	—	sol	—
Saxifraga sibirica	sol	sp; 3	sol; 1
Myosotis suaveolens	sol	sp; 5	—
Lagotis integrifolia	sp; 5	—	—
Pedicularis rubens	—	—	sol-sp; 2
Dracocephalum grandiflorum	sol-sp; 3	—	sol; 1
Androsace fedtschenkoi	—	—	sol-sp; 3
Papaver pseudocanescens	—	sol	—
P. pseudotenellum	sol-sp; 2	—	—
Rhodiola quadrifida	sol	—	—
Viola biflora	—	—	sol-sp; 2
Phlojodicarpus sibiricus	—	sol-sp; 3	—
Campanula turczaninovii	—	sol	—
Lloydia serotina	sol	—	sol
Allium sp.	—	—	sol-sp; 2
Galium verum	—	sol	—
Злаки			
Festuca brachyphylla	sol-sp; 3	—	—
Poa altaica	sol-sp; 2	—	sol
Helictotrichon mongolicum	—	sol-sp; 3	sp; 5
Alopecurus alpinus	—	sol	—
Deschampsia koelerioides	sol-sp; 2	—	—
Ptilagrostis mongholica	—	sol-sp; 2	—

ных видов остается постоянным: *Polygonum viviparum, Oxytropis oligantha, Thalictrum alpinum, Potentilla nivea.*

Кроме криофитноразнотравных кобрезников из *Kobresia myosuroides*, довольно широко распространены кобрезники с двумя доминирующими видами рода *Kobresia.* Так, в хр. Цаган-Шибэту, а также в Хангае нередки сообщества из *K.myosuroides* и *K.filifolia*, а наиболее характерная ассоциация в Монгольском Алтае — криофитноразнотравно-осоково-кобрезиевая, в которой доминируют *K.myosuroides* и *K.smirnovii*, из осок участвуют *Carex stenocarpa* и *C.rupestris.* В высокогорьях Монгольского Алтая встречаются также кобрезники, образованные *Kobresia smirnovii*, но больших площадей они не занимают.

Интересный тип кобрезников описан нами в самой верхней части хр. Гичгэнийн-Нуру (Гобийский Алтай). Здесь на известняковом щебне встречаются дриадовые кобрезники, в которых доминирует *Kobresia humilis*. Помимо *Dryas oxyodonta*, в этих сообществах участвуют *Polygonum viviparum, Oxytropis oligantha, Draba lanceolata, Smelovskia calycina*, обилен лишайник *Parmelia vagans.*

Роль эдификатора, помимо кобрезий, может играть и *Carex rupestris.* Этот вид образует своеобразные лишайниково-криофитноразнотравные осочники в северной части Монгольского Алтая. В таких сообществах, кроме криофитного разнотравья

(*Schultzia crinita, Oxytropis alpina, Polygonum viviparum, Papaver nudicaule*), четко выражена синузия кустистых лишайников, основным видом которой является *Cetraria nivalis*.

Как тип сообществ лишайниково-криофитноразнотравные осочники близки к высокогорным тундрам. В северных и северо-западных районах Монгольского Алтая они контактируют непосредственно с тундровыми сообществами, поэтому и имеют переходный характер. Интересно отметить, что обычно они занимают наиболее открытые, обдуваемые и поэтому более сухие местообитания, чем тундровые сообщества.

В горных системах Северной Монголии, где тундровые сообщества и криоксерофитнотравяная растительность сосуществуют рядом, можно встретить и другие типы сообществ переходного характера. Это прежде всего кустарничковые кобрезники — дриадовые (*Dryas oxyodonta*) и ивковые (*Salix berberifolia, S.torulosa*). В Прихубсугулье отмечены кобрезники (*K.myosuroides*) с кустарниками (*Betula rotundifolia, B.humilis, Salix glauca*) (Карта ..., 1989).

Кроме сочетаний криофитных кобрезников с тундровыми сообществами, очень часто на каменистых плоских вершинах образуются закономерные комбинации кобрезников с криопетрофитными сообществами или их фрагментами. Среди характерных криопетрофитных видов, встречающихся в большей части высокогорий, можно назвать *Rhodiola quadrifida, Cerastium lithospermifolium, Waldheimia tridactilites, Papaver pseudocanescens*, а также различные виды *Draba, Saxifraga*.

На более мелкоземистых участках с развитым микрорельефом можно наблюдать комбинации криофитных кобрезников с криофитнолуговыми сообществами в более увлажненных микропонижениях. Чаще всего это осочники из *Carex melanantha, C.stenocarpa, C.ledebouriana* и др. Возможно, к этому же типу криофитнолуговых сообществ следует отнести и кобрезники из *Kobresia sibirica*.

В целом описанные выше типы сообществ криоксерофитнотравяной растительности имеют много общих черт со сходными сообществами высокогорий Алтая, Саян, гор Тувы (Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Седельников, 1985, 1988).

Большой интерес представляет флористическая близость монгольских высокогорных кобрезников и осочников с криоксерофитными комплексами, исследованными Юрцевым (1981) в континентальных холодноаридных районах северо-восточной Сибири. Юрцев делает заключение о близости современных арктических криоксерофитных комплексов к плейстоценовым «тундростепям», которые представляли собой мозаику экологически контрастных сообществ — тундровых, кобрезиевых, степных. В холодносухие эпохи плейстоцена тундростепи занимали господствующее положение на всем протяжении Берингии, однако в дальнейшем при голоценовом потеплении и увлажнении климата произошли их отступление и разрыв ареала. Основная часть ареала сохранилась в высокогорьях Азии, меньшая — в арктической зоне, где сообщества тундростепей могут рассматриваться как реликтовое явление.

Высокогорные криофитные подушечники

В центральной части Монгольского Алтая на высотах от 3000 м над ур. м. встречаются сообщества криофитных подушечников, которые с увеличением высоты сменяют сообщества остепненных кобрезников и осочников. Обычно подушечники занимают самые высокие и сухие, обдуваемые сильными ветрами плоские вершины горных хребтов, в большинстве своем обращенные в сторону пустынной Котловины Больших Озер и закрытые от влажных западных и северо-западных ветров.

Ландшафтное значение криофитные подушечники имеют в высокогорьях Центрального Тянь-Шаня, Восточного Памира, Тибета. В целом ареал этого типа растительности — высокогорья Средней и Центральной Азии (Овчинников, 1941; Камелин, 1979; Ладыгина, 1986). Для гор Монголии этот тип растительности ранее не был изучен и не выделялся. Так же как и криоксерофитнотравяная растительность, криофитные подушечники не имеют аналогов среди равнинных типов растительности.

Образование такой жизненной формы связано с наиболее суровыми климатическими условиями самых высоких гор внутриконтинентальных областей. К сожалению, нет никаких климатических данных для анализа условий существования таких сообществ в Монгольском Алтае. Однако в литературе есть некоторые климатические характеристики для других регионов. Так, местообитания криофитных подушечников в горах южной Сибири характеризуются частым понижением температуры воздуха ниже 0° С и выпадением твердых осадков в течение вегетационного периода (Седельников, 1988). Для высокогорий Памира Г.М.Ладыгина (1986) отмечает следующие условия существования этого типа растительности: годовая норма осадков составляет 200—400 мм; отсутствуют суммы температур воздуха выше 10° С.

Один из доминантов монголо-алтайских подушечников — *Stellaria pulvinata* — эндемичный для Монгольского Алтая вид (Грубов, 1972). Внешне он очень сходен с тибетско-тяньшаньским видом *Thylacospermum caespitosum* плотной подушкой, характерной для высокогорий Центрального Тянь-Шаня, Восточного Памира и Тибета. Среди других доминантных видов нет ни одного общего между тяньшаньско-тибетскими и монголо-алтайскими криофитными подушечниками.

Для Центрального Тянь-Шаня и Восточного Памира, кроме *Thylacospermum caespitosum*, наиболее характерны *Sibbaldia tetrandra, Ajania tibetica, Oxytropis immersa, O.chionobia, Potentilla pamirica* (Ладыгина, 1986). Для Тибета в качестве доминантов подушечников указываются *Arenaria musciformis, Thylacospermum caespitosum, Androsace tapete* (Vegetation ..., 1979).

В криофитных подушечниках Монгольского Алтая, кроме *Stellaria pulvinata*, плотные подушки 25—30 см в диам. и более образует *Arenaria formosa*. Этот вид участвует и в других типах сообществ (кобрезниках, осочниках, криофитных степях) в виде небольшой и более рыхлой подушки. Интересен тот факт, что некоторые доминантные виды образуют подушковидную форму роста только в условиях самых суровых местообитаний, тогда как в других экотопах они не формируют ярко выраженной подушки. К таким видам можно отнести *Oxytropis oligantha, Saussurea leucophylla, Eritrichium villosum, Smelovskia calycina*. Кроме перечисленных видов, в сообществах

ТАБЛИЦА 3

Сводный список описаний группы ассоциаций криофитных подушечников

Название горного хребта, положение в рельефе	Долина р. Тургэн-гол, 3200 м над ур. м., плоская вершина	Улагчин-Ула, 3100 м над ур. м., пологий южный склон	Шадзгат-нуру, 3100 м над ур. м., плоская вершина	Мунх-Хайрхан, 3000 м над ур. м., плоская вершина	Шиврийн-Даба, 3000 м над ур. м., пологий сев. склон
№ описания, год	63, 1983	71, 1983	112, 1984	13, 1986	11, 1983
Название сообщества	Подушечниково-разнотравное	Подушечниково-разнотравное	Подушечниково-разнотравное	Типчаково-подушечниково-разнотравное	Мелкодерновинноазлаково-подушечниково-разнотравное
Состав сообществ	Общее проективное покрытие, %				
	60	60	60	60	70
Травянистые многолетники подушковидной формы					
Stellaria pulvinata	cop_1; 20	cop_1; 25	cop_1; 20	cop_1; 15	cop_1; 20
Arenaria formosa	—	sp; 8	—	cop_1; 15	sp-cop_1; 10
Oxytropis oligantha	cop_1; 20	cop_1; 15	cop_1; 15	sp-cop_1; 10	sp-cop_1; 10
Saussurea leucophylla	sol-sp; 3	sp; 5—8	sol	—	sp; 5
Androsace chamaejasme	sol-sp; 3	sol-sp; 2	sp; 8	sol	sol
Smelovskia calycina	sp; 8—10	sol-sp; 2	sp-cop_1; 10	—	sol-sp; 3
Chamaerhodos altaica	—	—	—	sol-sp; 2	sol-sp; 2
Травянистые многолетники					
Potentilla pamirica	sp; 8	sp; 5	sp; 5	sol-sp; 2	—
P. nivea	—	—	—	—	sol-sp; 2

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Название горного хребта, положение в рельефе	Долина р. Тургэн-гол, 3200 м над ур. м., плоская вершина	Улагчин-Ула, 3100 м над ур. м., пологий южный склон	Шадзгат-нуру, 3100 м над ур. м., плоская вершина	Мунх-Хайрхан, 3000 м над ур. м., плоская вершина	Шиврийн-Даба, 3000 м над ур. м., пологий сев. склон
№ описания, год	63, 1983	71, 1983	112, 1984	13, 1986	11, 1983
Название сообщества	Подушечниково-разнотравное	Подушечниково-разнотравное	Подушечниково-разнотравное	Типчаково-подушечниково-разнотравное	Мелкодерновинно-злаково-подушечниково-разнотравное
Состав сообществ	Общее проективное покрытие, %				
	60	60	60	60	70
P. gelida	sol	—	—	—	—
Draba altaica	—	—	—	sol-sp; 3	sp; 8
Smelovskia alba	—	—	—	sol; 1	—
Melandrium apetalum	—	—	sol-sp; 2	—	sol
Saussurea saichanensis	sp; 5	sol	—	sol	sol
Pedicularis amoena	sol	—	sol	—	sol
Ranunculus pedatifidus	—	—	—	—	sol
Saxifrada sibirica	—	—	—	—	sol
Rhodiola quadrifida	sol	—	sol	—	—
Papaver pseudocanescens	sol	—	—	sol	—
Peucedanum histrix	—	sol-sp; 2	sol	—	—
Злаки					
Festuca brachyphylla	—	—	sol; 1—2	cop_1; 20	sp-cop_1; 15
Poa altaica	sol	sol-sp; 2	sp; 5	sol-sp; 2	sp; 5
Полыни					
Artemisia dolosa	sp; 8	sol-sp; 3	sp; 5	sol-sp; 3	sol-sp; 3
A. argyrophylla	—	sol	sol-sp; 3	—	sol
Кобрезии					
Kobresia myosuroides	—	—	—	sol	sol

подушечников принимают участие *Kobresia myosuroides*, высокогорные злаки *Festuca brachyphylla* и *Poa altaica*, а также другие виды криофитного разнотравья (табл. 3).

Высокогорная криопетрофитная растительность

Большую роль в сложении растительного покрова как гумидных, так и аридных высокогорий Монголии играют группировки криопетрофитов. Мы не объединяем их в отдельный тип растительности, так как в большинстве случаев эти группировки, достигая верхней границы существования растительности, становятся крайне разреженными, занимают небольшие участки среди камней и не образуют сообществ.

Криопетрофитные группировки встречаются во всех высокогорьях среди каменистых россыпей, выходов скал, где сплошной растительный покров отсутствует. На более низких уровнях, как указывалось выше, криопетрофиты образуют и более сомкнутые сообщества, где они сочетаются с другими типами сообществ.

Видовой состав высокогорных камнелюбов довольно однороден во всех горных массивах. В большинстве хребтов это *Rhodiola quadrifida, Waldheimia tridactylites, Senecio pricei, Cerastium lithospermifolium, Stellaria petraea, Smelovskia calycina, Valeriana petrophila, Saxifraga cernua, S. sibirica*, виды рода *Draba, Papaver pseudocanescens*. Однако есть виды, специфичные для разных горных хребтов: для центральной части Хангая характерен *Dryadanthe tetrandra*; в высокогорьях северной части Мон-

гольского Алтая и в Прихубсугулье на верхней границе распространения растительности встречаются *Saxifraga oppositifolia, Potentilla biflora.*

Высокогорно-луговая растительность

Растительные сообщества лугового типа встречаются крайне редко в высокогорьях Монголии. Они занимают небольшие участки среди сообществ других типов растительности обычно в местообитаниях с повышенным увлажнением.

Наиболее распространенный тип луговых сообществ как в северных, так и в аридных южных горах Монголии — это альпинотипные лужайки. Они встречаются по окраинам снежников, а также в небольших депрессиях криогенного происхождения, где происходит медленное таяние снега и более глубокое и длительное увлажнение почвы. Основные виды, слагающие такие лужайки, — *Saxifraga sibirica, S.hirculus, Papaver pseudocanescens, Eritrichium pauciflorum, Lagotis integrifolia, Primula nivalis, Cerastium cerastoides, Myosotis suaveolens.*

Другой тип луговых сообществ представлен нивальными луговинами, которые встречаются в тундровом поясе. Их местообитания характеризуются более глубоким снеговым покровом, чаще всего это периферийные, оттаивающие в течение лета части снежников. При этом почвы достаточно дренированы, что препятствует заболачиванию даже в условиях постоянного подточного увлажнения. В таких экотопах обычно встречаются разнотравно-осоковые или осоково-разнотравные сообщества. Доминируют *Ranunculus altaicus, Schultzia crinita, Lagotis integrifolia, Viola altaica, Oxytropis altaica, Lloydia serotina*, из осок — *Carex melananthiformis, C.melanantha.*

С лесным поясом юго-западного (Джунгарского) склона Монгольского Алтая связан еще один тип луговых сообществ — субальпийские высоко- и среднетравные луга. Такие луга распространены во многих горных системах гумидных районов Северной Азии. В горах Южной Сибири субальпийские луга, сочетаясь с редколесьями, образуют хорошо выраженный пояс.

Для высокогорий Монголии такие луга не характерны. В северо-западной части Монгольского Алтая они встречаются лишь фрагментарно у верхней границы лесного пояса, а также на безлесных склонах, обращенных к речным долинам. Более широко такие луга представлены на юго-западном макросклоне Монгольского Алтая, находящемся на территории Китая (Vegetation ..., 1979).

Сообщества субальпийских лугов отличаются полидоминантностью и высоким проективным покрытием (100%). Группу доминантов составляют преимущественно лесные виды: *Geranium pseudosibiricum, Hedysarum neglectum, Ligularia altaica, Heracleum dissectum, Seseli mucronatum, Achillea asiatica, Myosotis sylvatica, Galium boreale.* Постоянны, но не обильны *Veronica porphyriana, Polygala sibirica, Potentilla chrysantha, Phlomis oreophylla, Trifolium lupinaster, Campanula altaica.* Из злаков участвуют как лесные, так и степные виды: *Poa nemoralis, Phleum phleoides, Festuca kryloviana, Helictotrichon altaicum.* Иногда в луговые сообщества заходят некоторые кустарники: *Spiraea media, Lonicera microphylla.*

Высокогорная болотная растительность

С наиболее высокими северными хребтами Монголии связаны комбинации, включающие в себя сообщества гигрофильного ряда. Они приурочены к днищам карообразных врезов и цирков, к верховьям речек и иногда по их долинам спускаются до высот 2300—2400 м. В таких местообитаниях образуются высокогорные болотца с участием *Eriophorum polystachyon, Luzula sibirica, Ptilagrostis mongolica.* Для некоторых горных хребтов характерны висячие ключевые болота, занимающие небольшие площади, в которых преобладают *Carex orbicularis, C.dichroa*, виды рода *Luzula*, а также психрофитные мхи и некоторые виды гигрофитного разнотравья. В целом вы-

сокогорная болотная растительность играет незначительную роль в растительном покрове высокогорий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банзрагч Д., Банникова И.А., Карамышева З.В. Растительность высокогорного пояса центральной части Хангая (МНР) // VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Ставрополь, 1974. С. 90—92. — *Банзрагч Д., Мунхбаяр С.* О границах высокогорного пояса растительности в горах Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 25—30. — *Банникова И.А.* Высокогорный разнотравно-кобрезиевый луг в Восточном Хангае // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978. С. 93—99. — *Банникова И.А.* Растительный покров. Структура высотной поясности // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 89—130. — *Банникова И.А., Измайлова Н.Н., Максимович С.В.* Водный баланс и продуктивность высокогорного кобрезиевого луга в Восточном Хангае (МНР) // Экология. 1980. № 5. С. 27—35. — *Батраева А.А., Ивельская В.И., Малышев Л.И., Фролова М.В.* Особенности растительного покрова и закономерности его распределения в северной части Прихубсугулья // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. Иркутск; Улан-Батор: Изд-во Иркутск. гос. ун-та, 1972. С. 56—67. — *Бекет У.* Растительность северной части Монгольского Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 18 с. — *Волкова Е.А.* Высокогорная растительность хребтов Южной Монголии //Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1982. Вып. 2. С. 17—18. — *Волкова Е.А.* Растительность гор Южной Монголии (основные ботанико-географические закономерности): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 21 с. — *Волкова Е.А.* Типы высокогорной растительности Монгольского и Гобийского Алтая // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий. Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток, 1985. С. 66—67. — *Волкова Е.А.* Высокогорная растительность хребтов Южной Монголии // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986а. С. 105—109. — *Волкова Е.А.* Типология поясности растительности Монгольского и Гобийского Алтая // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики. Тез. докл. Междунар. конф. М., 1986б. С. 69—70. — *Волкова Е.А., Рачковская Е.И.* Карта растительности Джунгарской Гоби // Геоботаническое картографирование 1980. Л.: Наука, 1980. С. 24—39. — *Горная* лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. 189 с. — *Грубов В.И.* Новые и ранее не известные для флоры Монгольской Народной Республики виды // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1591—1594. — *Грубов В.И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Измайлова Н.Н.* Особенности водного режима растений высокогорий Восточного Хангая МНР // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 178—186. — *Камелин Р.В.* Кухистанский округ горной Средней Азии (Комаровские чтения, 31). Л.: Наука, 1979. 117 с. — *Карамышева З.В.* Карта растительности Монгольской Народной Республики // Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука, 1981. С. 3—22. — *Карамышева З.В.* Основные черты высокогорной растительности Монгольской Народной Республики // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 121—127. — *Карамышева З.В.* Широтные и долготные изменения растительности гор Монголии //Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 262—273. — *Карамышева З.В., Банзрагч Д.* О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977. С. 5—45. — *Карта* растительности Монгольской Народной Республики. М.1:3 000 000 // Национальный Атлас МНР / Под ред. З.В.Карамышевой, Е.М.Лавренко. М.: ГУГК, 1990. — *Карта* растительности Прихубсугулья. М. 1:1 000 000 // Атлас озера Хубсугул. М.: ГУГК, 1989. — *Куминова А.В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Ладыгина Г.М.* Типы высокогорной растительности Средней Азии // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 137—141. — *Малышев Л.И.* Растительность Восточного Саяна в пределах Бурятской АССР // Научные чтения памяти академика М.Г.Попова. Иркутск: Иркутск. кн. изд-во, 1963. Вып. 5. С. 3—47. — *Малышев Л.И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 367 с. — *Монгольская* Народная Республика (карта). М. 1:3 000 000. М.: ГУГК, 1975. — *Мунхбаяр С.* Рас-

тительность высокогорий Хангая и их хозяйственное использование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Батор, 1988. 28 с. — *Огуреева Г.Н.* Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 187 с. — *Овчинников П.Н. Sibbaldia tetrandra* Bge. и вопросы о происхождении криофильной растительности Средней Азии // Сов. ботаника. 1941. № 1-2. С. 145—152. — *Работнов Т.А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Седельников В.П.* Растительность высокогорий // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1985. С. 48—68. — *Седельников В.П.* Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 1988. 221 с. — *Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 255 с. — *Толмачев А.И.* Основные пути формирования высокогорных ландшафтов Северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161—180. — *Шенников А.П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с. — *Юнатов А.А.* О зонально-поясном расчленении растительного покрова Монгольской Народной Республики // Изв. ВГО. 1948. Т. 80. Вып.4. С. 346—360. — *Юнатов А.А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 223 с. — *Юрцев Б.А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Vegetation* map of China. S. 1:4 000 000 / Ed. by H.Y.Hou. Peking: Cartographic Publ. House, 1979.

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IV 1992

SUMMARY

The characteristic features of highmountain types of vegetation such as tundra, cryoxerophytic herb vegetation, cryophytic cushion plant formation, cryopetrophytic, meadow and bog vegetation are presented. The problems of their distributions and typology are also considered. Summary tables of geobotanical description for the most wide-spread associations are given. The connection between highmountain plant communities and environment as well as their altitudinal distribution in various mountain systems of Mongolia are demonstrated.

УДК 581.526.426 + 634.0.114

С.М.Горожанкина, В.Д.Константинов

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЦЕНТРАЛЬНО-СИБИРСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

S.M.GOROZHANKINA, V.D.KONSTANTINOV. THE VEGETATION COVER OF THE CENTRAL SIBERIAN BIOSPHERE RESERVE

Рассмотрен почвенно-растительный покров заповедника. Выделено 7 больших групп сообществ (лесных, болотных и луговых), специфичных по топографическому местоположению и эдафо-фитоценотическим признакам. Группы охарактеризованы по типам сообществ.

Статья посвящена растительности районов Енисейского севера, слабо изученных в почвенно-геоботаническом отношении. Публикации наших предшественников касаются главным образом сопредельных территорий (Коротков, 1969). Заповедник расположен между 62 и 64° с.ш. Руслом Енисея он разделен на две неравные части. Мы обследовали левобережную (меньшую по площади) и правобережную части, включая бассейны рек Верхняя Лебедянка, Большая Варламовка, Рыбная, Большой Усас. Детальные маршрутные исследования проводились нами в составе экспедиции Западно-Сибирского лесоустроительного предприятия. Почвы и растительность изучались по общепринятой методике почвенно-геоботанических полевых исследований (Сукачев, Зонн, 1961). Описания растительности сопровождались глазомерной таксацией древостоев и подроста. Особое внимание уделялось структурным и эколого-фитоценотическим признакам, индицирующим лесовосстановительные сукцессии и специфические условия местообитания — гидроморфизм, криогенез и пр.

Описание фитоценоза сопровождалось характеристикой почвенной прикопки. Для характеристики зональных почв в эталонных сообществах были заложены опорные почвенные разрезы.

По природным условиям территория заповедника сложна и интересна в первую очередь средоформирующими факторами орографии, литолого-стратиграфии, климата. Здесь широко представлены литогенные комплексы озерно-аллювиального генезиса западносибирского типа, ледникового и орогенно-ледникового генезиса среднесибирского типа. Криогенный фактор фиксируется почвами и экстразональными свойствами растительности. Наблюдается наложение вертикальной поясности и широтной зональности. Вследствие этого формируется сложная структура растительного покрова, весьма отличающаяся от таковой на сопредельных территориях, на что в свое время обращали внимание сибирские ботанико-географы (Шумилова, 1962; Елизарьева, 1964). В целом же обследованная территория с учетом ее локальной специфики больше тяготеет к Западно-Сибирскому региону, с которым ее сближают господство темнохвойных лесных формаций и отсутствие характерных растительных видов Средней Сибири (Куваев, 1988).

В ботанико-географическом отношении заповедная территория охватывает среднюю часть подзоны средней тайги (Елизарьева, 1967) и характеризуется доминированием темнохвойной тайги (часто с *Larix sibirica* Ledeb. в верхнем пологе) на торфянисто-дерновых и торфянисто-глеевых почвах тяжелого механического состава. Травяно-моховые и травяные леса на почвах дернового ряда сосредоточены преимущественно в долинах рек. На междуречьях травяной напочвенный покров в лесах

имеет, как правило, пирогенное происхождение и в ходе восстановительных демутаций древесного полога трансформируется в кустарничково-моховый. В речных поймах эдификатором является *Picea obovata* Ledeb., во внепойменных местоположениях — *Pinus sibirica* Du Tour. Мелколиственные леса (березовые, осиновые) повсеместно вторичны как результат пирогенного фактора. В целом пирогенная нарушенность лесного покрова очень велика и, как следствие, велико участие вторичных мелколиственных формаций разных возрастов.

В напочвенном покрове суходольных лесов повсеместно содоминируют *Hylocomium splendens* (Hedw.)BSG и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. В лишайниково-моховых типах их удельное соотношение резко меняется в пользу последнего. Характерно, что южнее эти лесные мхи приурочены к разным экологическим условиям и произрастают раздельно. Например, *Pleurozium schreberi* обитает на почвах облегченного механического состава и встречается в сосняках. *Hylocomium splendens* доминирует в темнохвойно-мелколиственных лесах на суглинистых почвах.

Суходольные сосняки нами не встречены. Сосна *Pinus sylvestris* L. произрастает здесь в гидроморфном ряду на органогенных почвах. Болотные сообщества формируются преимущественно в пойменно-притеррасовых местоположениях и истоках рек. К числу экстразональных (северотаежных) мы отнесли спорадически встречающиеся редкостойные елово-кедровые леса.

Почвенный криогенез распространен довольно широко и внешне фиксирован специфическими нано- и микроформами рельефа (мерзлотными буграми, термокарстовыми западинами), микроочаговой солифлюкцией, так называемыми «пьяными» древостоями. На болотах, однако, мерзлотные формы рельефа нами не встречены, хотя правобережная часть заповедника, по Н.И.Пьявченко (1963), целиком относится к району крупнобугристых мерзлотных торфяников.

Существенных типологических различий растительного покрова лево- и правобережья мы не выявили. Различными оказались лишь удельное соотношение площадей и встречаемость типов сообщества. Все типологическое разнообразие сообщества мы сгруппировали с учетом топографического положения, эдафо-фитоценотических признаков, проявлений экстразональности и почвенного криогенеза в 7 больших групп, которые далее охарактеризованы по типам сообществ.

I. Группа пойменно-долинных сообществ

Эта группа типологически наиболее разнообразна. Главные лесообразователи — *Picea obovata* с примесью *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L. Чередование сообществ по гипсометрическим ступеням рельефа следующее. Прирусловая луговая пойма сменяется ивняковой поймой низкого уровня. Центральная гривистая пойма в соответствии с микроформами рельефа занята суходольными и заболоченными ельниками. В переувлажненных притеррасьях их сменяют кочкарные согры и открытые болота низинного типа питания, по периферии часто окруженные ерниками (*Betula humilis* Schrank.) и сфагновыми сосняками. Полностью этот ряд представлен в долинах крупных водотоков. В долинах подчиненного порядка отдельные звенья выпадают, в первую очередь ивняки; лесной и луговой компоненты мелкоконтурны и вычленяются единым лесо-луговым комплексом. Поймы ручьев полностью утрачивают лесо-луговое звено, покрыты лишь лесами и болотами. Кратко охарактеризуем типы сообществ, отнесенных к пойменно-долинной группе.

Луг разнотравно-злаковый формируется в прирусловых поймах на дерново-глеевых почвах. Луга слабо закустарены *Salix viminalis* L. В травостое обильны крупные лесные и луговые злаки (*Calamagrostis obtusata* Trin., *C.langsdorffii* (Link.) Trin., *Phalaroides arundinacea* (L.)Rauschert, *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski.). Им сопутствуют *Equisetum pratense* L. и лесо-луговое крупнотравье (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Thalictrum minus* L., *Paeonia anomala* L., *Cacalia hastata* L., *Angelica sylvestris*

L., *Senecio erucifolius* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Crepis lyrata* (L.) Froel., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Delphinium elatum* L.). Обычно присутствуют *Sanguisorba officinalis* L. и *Urtica dioica* L., у самой воды — заросли *Carex acuta* L.

Ельник крупнотравно-вейниковый занимает дренированные гривы с дерново-глеевыми почвами. Древостой групповой, с общей сомкнутостью крон 0.6. Эдификатор — *Picea obovata*, о чем свидетельствует успешное самовозобновление ели. К ней примешивается *Larix sibirica* до 26—28 м выс., намного превосходящая ель в лесотаксационном отношении. Подлесок диффузный, сложен таволгой *Spiraea media* Franz Schmidt и шиповником *Rosa acicularis* Lindl. при непременном участии жимолости *Lonicera altaica* Pall.ex DC. В напочвенном покрове содоминируют *Calamagrostis obtusata* и *Equisetum pratense*. На освещенных прогалах обильны лесо-луговое разнотравье (*Geranium albiflorum* Ledeb., *Galium boreale* L., *Lilium martagon* L., *Pulmonaria dacica* Simonk.) и крупнотравье (в составе видов, перечисленных для луга). В группах древостоя с повышенной затененностью селятся таежные тенелюбы (*Stellaria bungeana* Fenzl, *Linnaea borealis* L., *Trientalis europaea* L., *Rubus arcticus* L., *Orthilia secunda* (L.) House) и зеленые лесные мхи (*Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.), образующие мелкотравно-зеленомошные синузии. *Rhytidiadelphus triquetrus* занимает исключительно пойменные экотопы, вне пойменных местообитаний нами не встречен.

Ельник кочкарно-вейниковый обитает на слабо дренированных межгривных понижениях центральной поймы с торфянисто-перегнойно-глеевыми и дерново-глеевыми почвами. *Picea obovata* с примесью *Betula pendula*, реже — *Larix sibirica* формируют малосомкнутый (0.4) полог, не препятствующий развитию мощного травостоя. Естественное самовозобновление осуществляется преимущественно за счет ели с участием *Pinus sibirica*. Подлесок с общим покрытием 20—25% сложен ивами (*Salix viminalis, S.cinerea* L., *S.phylicifolia* L.) и ягодными кустарниками (*Ribes nigrum* L., *R.hispidulum* (Jancz.) Pojark., *Lonicera altaica*) при участии *Rosa acicularis, Spiraea media* и *Juniperus sibirica* Burgsd. Напочвенный покров мозаичен вследствие дифференцированности нанорельефа. Приствольные повышения заселены *Calamagrostis langsdorffii* + *C.obtusata* при участии лесо-лугового разнотравья и крупнотравья. В понижениях кочки *Carex cespitosa* L. перемежаются с окнами воды, заселенными болотным разнотравьем (*Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Caltha palustris* L., *Equisetum palustre* L., *E.fluviatile* L., *Galium uliginosum* L.).

Березняк кочкарно-осоковый обитает на глубоких (1—2 м) торфах и формируется в межгривьях центральной поймы либо по периферии гипново-сфагновых болот. Генетически, по-видимому, связан с ельниками кочкарно-вейниковыми и индицирует более сильную степень заболоченности. Низкобонитетный (Va класса бонитета) и малосомкнутый (0.4—0.5) древостой формируется *Betula pubescens* Ehrh. с примесью сосны и кедра. Подлесок (*Lonicera altaica, Juniperus sibirica*) селится по приствольным повышениям. В мокрых нанозападинах доминирует *Carex cespitosa*, межкочья заселены болотным разнотравьем.

Сосняк болотный крупноосоково-сфагновый — гидроморфная лесная растительность заторфованных притеррасий, окаймляющая пойменные торфяники. Изредка может быть встречена и за пределами пойм на слабо дренированных надпойменных террасах. Древостой монодоминантный или с участием *Pinus sibirica* и *Betula pubescens*, низкобонитетный (Va) и малосомкнутый (0.3—0.4). Для напочвенного покрова характерно высокое обилие карликовой березки *Betula nana* L. Фоновое покрытие состоит из *Carex lasiocarpa* Ehrh. при участии *C.chordorrhiza* Ehrh. и *C.cespitosa*. По их фону рассеяны *Veratrum lobelianum* Bernh., *Equisetum fluviatile*, *Calamagrostis langsdorffii* и *Polemonium caeruleum* L. Моховый ярус с проективным покрытием 100% сложен *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C.Jens. + *S.nemoreum* Scop., *S.warnstorfii* Russ. Корытообразные криогенные нанозападины

заселены болотными гигрофитами (*Saxifraga hirculus* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex limosa* L., *Triglochin maritimum* L.) и болотным разнотравьем при участии *Calla palustris* L. Моховый покров западин с общим проективным покрытием 50—60% сложен *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske и видами рода *Drepanocladus* (C.Müll.) Roth. Для приствольных наноповышений характерны кустарничково-сфагновые синузии из багульника *Ledum palustre* L., кассандры *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench и сплошного покрова *Sphagnum magellanicum* Brid., *S.nemoreum* при участии *Polytrichum juniperinum* Hedw.

Болота крупноосоково-сфагново-гипновые формируются в мокрых притеррасьях высокой поймы на месте стариц и являются глубокозалежными (2.5—5 м). Нанорельеф слабо дифференцирован: наблюдаются уплощенные (0.25—0.3 м выс.) гряды и плоские травяно-гипновые межгрядья. На грядах — заросли *Betula nana* и болотных кустарничков при участии *Andromeda polifolia* L. Из трав характерны виды болотного разнотравья и крупные осоки *Carex lasiocarpa, C.rostrata* Stokes. Моховый покров сплошной, состоит из *Sphagnum russowii* Warnst., *S.magellanicum, S.warnstorfii*. В межгрядьях те же травы и кочкарные осоки (*Carex cespitosa, C.diandra* Schrank). Моховый покров сложен *Tomenthypnum nitens*, видами рода *Drepanocladus* при участии *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid., *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb., *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molk.

Ерники осоково-сфагновые формируются по мелкозалежным (1.0—1.5 м) окраинам сфагново-гипновых топей и, судя по видовому составу содоминантов, являются их генетически предшествующей стадией. Березка *Betula humilis* Schrank создает ярус 1.5—1.8 м выс. Для нижних ярусов характерны болотное разнотравье и болотные злаки (*Poa palustris* L., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey.et Schreb.), крупные (в том числе кочкарные) осоки. Сплошной моховый покров сложен *Sphagnum russowii, S.warnstorfii.*

II. Группа зеленомошно-травяных лесов дренированных речных террас

Сообщества этой группы селятся на дренированных участках долин, где формируются почвы зонального ряда — подзолистые, дерновые и дерново-глеевые. Для территории заповедника подобные местоположения оптимальны по эдафическим условиям. В составе группы мы различаем 3 типа леса со специфичными содоминантами напочвенного покрова.

Осинник темнохвойный осочково-вейниковый — пирогенное сообщество, которое сопряжено с подзолистыми почвами и занимает наиболее дренированные и инсолированные местоположения (бровки террас, верхние крутые участки террасовых уступов). Доля его в лесном покрове в целом невелика. Верхний древесный ярус сомкнутостью 0.5—0.6 чаще сложен *Populus tremula*. В примеси — *Betula pendula* и единичные крупные лиственницы (22—24 м выс.). Коренные темнохвойные породы (*Pinus sibirica, Picea obovata, Abies sibirica* Ledeb.) различных возрастных генераций формируют подпологовые ярусы древостоя и густые куртины подроста. Подлесок сомкнутостью 0.1 сложен обычными лесными видами (*Lonicera altaica, Rosa acicularis, Spiraea media, Sorbus aucuparia* L.). В напочвенном покрове содоминируют *Carex macroura* Meinsh. и *Calamagrostis obtusata*. Им сопутствуют лесо-луговое разнотравье и таежные тенелюбы.

Березняк чернично-вейниковый с елью — сообщество также пирогенного происхождения. Приурочено к теплым пологонаклонным местоположениям и плосковыпуклым вершинам положительных микроформ поверхности с дерновыми (оподзоленными и неоподзоленными) почвами. В древостое чаще доминирует береза, в примеси — кедр и ель (до 4 единиц состава). Верхний ярус иногда формируют

единичные лиственницы 24—26 м выс. В подросте — темнохвойные ель и кедр. Разреженный подлесок сложен теми же видами, что и предыдущий тип леса. В напочвенном покрове содоминируют *Calamagrostis obtusata* и черника *Vaccinium myrtillus* L. при участии *Equisetum pratense* и видов лесо-лугового разнотравья, таежных тенелюбов, включая *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. Рыхлый моховый покров сложен *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi.*

Березняк разнотравно-вейниковый с елью занимает пологонаклонные местоположения солнечных экспозиций и сопряжен с дерновыми и дерново-глеевыми почвами. Древостой сложен из березы *Betula pendula* с примесью ели, сомкнутость крон 0.5—0.6. Естественное самовозобновление идет преимущественно за счет ели. Верхний несомкнутый полог часто формируют единичные крупные лиственницы. Разреженный подлесок сложен обычными видами лесных кустарников. В напочвенном покрове доминирует *Calamagrostis obtusata.* Ему сопутствуют *Equisetum pratense, E.silvaticum* L., лесо-луговое разнотравье и таежные тенелюбы.

III. Криогенные почвенно-растительные комплексы слабо дренированных речных долин

Сообщества этой группы сопряжены со специфичными бугристо-западинными микроформами рельефа криогенно-карстового генезиса. Размеры элементарных микроформ (бугров, западин) составляют от нескольких десятков до сотен квадратных метров с относительными превышениями 2—3.5 м. Характерные местоположения комплексов — плосковогнутые переувлажненные участки террасовых поверхностей, сложенных тяжелыми почвообразующими породами. В зависимости от размеров мерзлотных бугров, межбугровых западин и их пространственных сочетаний комплексы имеют разную сложность и состоят чаще всего из лесного и болотного компонентов. Лесной компонент нередко имеет специфические «пьяные» древостои.

Сравнительный анализ комплексов позволяет предполагать, что их эволюция происходила по мере развития мерзлотных форм поверхности. Соответственно мы выделили 3 наиболее характерных типа комплексов, где зафиксированы последовательные стадии почвенного микрокриогенезиса.

Лесной мелкопологобугристый комплекс формируется на ранних стадиях криогенеза преимущественно в речных истоках. Характер рельефа: пологосклоновые бугры 1—1.5 м выс. чередуются с воронкообразными микропонижениями. Древостой, сложенный кедром и елью с примесью лиственницы и разным долевым участием *Betula pendula*, сосредоточен на уплощенных вершинах бугров, где имеет сомкнутость крон 0.7—0.8, и редеет до 0.4—0.5 на склонах. Здесь же обитает умеренно густой подрост из кедра и ели. В соответствии с положением в микрорельефе в составе комплекса можно выделить 2 типа леса: 1) хвощово(*Equisetum silvaticum*)-зеленомошный на вершинах бугров; 2) разнотравно-вейниковый (*Calamagrostis obtusata*) на пологосклоновых участках с разреженным древостоем. Днища обводненных воронок-западин лишены растительности. Криогенные воронки, обсыхающие летом, зарастают лесо-луговым крупнотравьем и разнотравьем при участии *Calamagrostis langsdorffii.*

Лесной крупнобугристый комплекс, в котором зафиксирована более поздняя стадия почвенного микрокриогенеза, встречается на низких надпойменных террасах, занимает плосковогнутые и пологосклоновые местоположения. Мерзлотные формы рельефа выражены резко. Бугры с крутыми (почти отвесными) склонами 2—3 м выс. чередуются с плоскодонными переувлажненными микропонижениями, округлыми либо имеющими вид вытянутых ложбинок. Древостои преимущественно кедровые с примесью ели и березы. Самовозобновление происходит за счет кедра и ели. Соответственно в составе комплекса выделяется 2 типа леса: 1) травяно

(*Equisetum silvaticum, Calamagrostis obtusata*)-зеленомошный на вершинах и по склонам бугров; 2) кочкарно-вейниковый (*Calamagrostis obtusata, Carex cespitosa*) с густым подлеском из ольховника *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar в криогенных западинах.

Л е с о - б о л о т н ы й к р у п н о б у г р и с т ы й к о м п л е к с встречается чаще всего в переувлажненных поймах. Резко обособленные формы микрорельефа дополнительно подчеркиваются растительностью. Крутосклоновые мерзлотные бугры 2.5—3 м выс. заняты кедровниками или ельниками с травяно-моховым или кустарничково-моховым напочвенным покровом. Для этого местообитания наиболее характерны хвощово(*Equisetum silvaticum*)-зеленомошные типы леса на торфянисто- или дерново-глеевых почвах. Округлые термокарстовые западины с уплощенными днищами переобводнены и заторфованы. Мощность торфяников не превышает 1.5 м. Болотообразование протекает по низинному типу с формированием травяно-сфагновых и травяных сообществ с изреженным гипново-сфагновым покровом. Характерные доминанты — болотное разнотравье и крупные осоки (*Carex cespitosa, C.rostrata*) при участии *Filipendula ulmaria, Chamaedaphne calyculata.* Моховый покров сложен *Sphagnum flexuosum, S.riparium* Aongstr. при участии мхов родов *Drepanocladus, Calliergon* (Sull.) Kindb., *Mnium* Hedw.

Можно полагать, что со временем площадь болотного компонента комплекса возрастает за счет вертикального прироста торфа, погребающего склоновые участки бугров, и зарождения новых очагов термокарста на самих буграх.

IV. Группа травяно-моховых лесов внепойменных слабо дренированных местоположений с проявлением почвенного нанокриогенеза

Специфическая черта этой группы — мерзлотные проявления, зафиксированные в криогенных формах нанорельефа: приствольных буграх и ваннообразных (чаще прямоугольных) западинах с относительной глубиной 0.3—0.4 м. В группе выделено 4 типа лесных сообществ.

Б е р е з н я к с к е д р о м и е л ь ю х в о щ о в о - з е л е н о м о ш н ы й формируется на пологосклоновых местоположениях теневых экспозиций и уплощенных плакорах с дерновыми или торфянисто-дерновыми почвами. Древостои сложены из *Picea obovata, Pinus sibirica, Populus tremula* с доминированием *Betula pendula.* Общая сомкнутость крон 0.6—0.7. Самовозобновление осуществляется за счет коренных темнохвойных пород — ели и кедра. Подлесок разреженный, сложен обычными видами кустарников. В напочвенном покрове содоминируют *Equisetum silvaticum* и *Carex globularis* L. при участии таежных тенелюбов, преимущественно *Linnaea borealis, Trientalis europaea.* Мощный моховый покров сложен зелеными лесными мхами *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens* с покрытием 70—80% и *Polytrichum commune* Hedw. с покрытием 20—30%. В криогенных нанозападинках рассеянно произрастают *Calamagrostis langsdorffii* и *Sphagnum riparium.*

Е л ь н и к о с о к о в о - х в о щ о в о - м о х о в ы й формируется в сходных местоположениях на типичных торфянисто-глеевых почвах. Древостои чаще кедрово-еловые, с березой, реже — с лиственницей. Общая сомкнутость крон 0.5—0.6. Подрост немногочисленный, с преобладанием ели и при участии кедра. Подлесок разреженный, состоящий из *Rosa acicularis* или стланиковой формы *Abies sibirica.* В напочвенном покрове содоминируют *Equisetum silvaticum* и *Carex globularis*, в небольшом обилии *Vaccinium myrtillus.* Нижний подъярус сложен таежными тенелюбами (преимущественно *Linnaea borealis, Rubus arcticus*). Моховый покров мощный, плотный, с равным долевым участием *Sphagnum russowii* и *Polytrichum commune*, с небольшой (10—15%) примесью зеленых лесных мхов. В обводненных криогенных западинках

поселяются *Menyanthes trifoliata, Calamagrostis langsdorffii* и осоки (*Carex pauciflora* Lightf., *C.acuta* L.), из мхов — *Sphagnum riparium.*

Ельник вейниково-моховый — довольно редко встречающийся тип сообществ, приуроченный к пологим склонам слабоврезанных и переувлажненных верховий мелких водотоков. Почвенно-грунтовые воды находятся на глубине 0.3—0.4 м. Почвы дерново- или торфянисто-глеевые. Древостой разреженный, с доминированием ели, в примеси — *Pinus sibirica, Betula pendula*, реже — *Larix sibirica.* Общая сомкнутость крон 0.4—0.5, размещение групповое, с обширными прогалами. Подрост немногочисленный, угнетенный, состоящий из ели и кедра. Подлесок сложен из *Rosa acicularis, Lonicera altaica* и *Juniperus sibirica*, развит слабо. В напочвенном покрове, мозаичном в соответствии со структурой нанорельефа, обилие специфических видов лесо-лугового разнотравья. Нанобугры в группах древостоя заселены бруснично-зеленомошными синузиями. Обводненные термокарстовые западинки рассеянно заселены *Comarum palustre*, гигрофильными мхами родов *Drepanocladus, Calliergon* и сфагнами (*Sphagnum flexuosum, S.squarrosum* Crome, *S.riparium*). Фоновые участки сообщества заняты вейниково-моховой синузией с доминированием *Calamagrostis obtusata* и *Carex globularis.* Рассеянно произрастают *Veratrum lobelianum*, виды лесо-лугового разнотравья и крупнотравья. Моховый покров на 60—70% сложен зелеными лесными мхами и на 30—40% — сфагнами (*Sphagnum warnstorffii, S.russowii*), редко рассеяны латки кустистых лишайников из рода *Cladina* (Nyl.) Harm.

Березняк с елью и кедром осоково-сфагновый формируется во влажных слабовогнутых местоположениях с залегающими близко к поверхности (0.15—0.20 м) почвенно-грунтовыми водами на типичных торфянисто-глеевых почвах. В сообществах ярко проявляется почвенный криогенез. В группах древостоя формируются уплощенные криогенные бугры с пологозалегающими склонами и относительной высотой 0.6—0.7 м. В понижениях между буграми располагаются корытообразные термокарстовые западинки почти геометрической (чаще четырехугольной) конфигурации, с круто обрывающимися краями. Бугристо-западинный нанорельеф в сочетании с разреженными «пьяными» древостоями на вершинах бугров придают своеобразие сообществам данного типа.

Эдификаторы — кедр и ель, хотя по числу стволов в настоящее время преобладает *Betula pendula.* Общая сомкнутость крон 0.4—0.5. Подрост немногочисленный, состоит из кедра и ели. Подлесок отсутствует либо образован стланиковой формой пихты. Напочвенный покров мозаичен. На вершинах бугров в группах древостоя формируются кустарничково-зеленомошные синузии, сложенные *Vaccinium vitis-idaea* L., *Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata* и зелеными лесными мхами. Склоны бугров заняты осоково-сфагновой синузией с доминированием *Carex globularis* и примесью *Equisetum silvaticum.* Моховый покров сложен *Sphagnum angustifolium, S.russowii* при участии (10—20%) *Polytrichum commune.* Обводненные термокарстовые западинки заселены *Calamagrostis langsdorffii* и гигрофильными мхами *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst., *Sphagnum riparium.*

V. Группа кустарничково-моховых лесов междуречных местоположений с проявлением почвенного нанокриогенеза

Эта группа объединяет зональные сообщества умеренно дренированных экотопов с зональными почвами. В современном растительном покрове кустарничково-моховые леса занимают большие площади, а в прошлом, вероятно, абсолютно доминировали на междуречьях. В пользу этого свидетельствуют отмеченные нами постпирогенные сукцессионные ряды вторичных мелколиственных лесов. По мере восстановления коренных темнохвойных пород под пологом мелколиственных происходят последовательное выпадение разнотравья и формирование кустарничково-мохового

напочвенного покрова. В рельефе проявляются признаки почвенного криогенеза в виде бугров, западин. Древостои сомкнутые, с доминированием (либо высоким долевым участием) темнохвойных пород при подчиненной роли мелколиственных. В напочвенном покрове содоминируют лесные кустарнички *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* (объединенные в группу ягодников) при участии таежных тенелюбов. В группе выделено 4 типа лесных сообществ, различающихся по почвенно-гидрологическим условиям.

Кедровник ягодниково-зеленомошный, по условиям экотопа, лесотаксационным и фитоценотическим признакам соответствующий центральному типу леса, формируется на плакорных местоположениях с торфянисто-дерновыми, реже собственно дерновыми почвами. Почвенный криогенез фиксирован редкими нанозападинками, полностью обсыхающими летом. Главные лесообразователи — кедр, в примеси — ель, реже — лиственница. Мелколиственные породы разных возрастных генераций свидетельствуют о былых пожарах разных сроков давности. В восстановительно-сукцессионных рядах древостоев существует однонаправленная тенденция: возрастает доля кедра и снижается доля мелколиственных пород, в первую очередь осины. Древостой с равномерно-групповым распределением. Кедр достигает (для данной территории) максимальных размеров: 25.5—26 м выс., 48—52 см в диам. при сомкнутости крон 0.7—0.8 и запасе сырорастущей древесины более 400 $м^3$/га.

Подлесок редкий, состоит из обычных лесных кустарников. Напочвенный покров мозаичный. На приствольных наноповышениях селятся бруснично-зеленомошные синузии. Фоновые участки заняты ягодниково-зеленомошной синузией из содоминирующих *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* при участии *Equisetum pratense*, лесных плаунов *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L. и таежных тенелюбов. В небольшом обилии *Carex globularis* и *Calamagrostis obtusata*. Моховый покров на 60—70% сложен зелеными лесными мхами и на 30—40% — *Polytrichum commune*. Криогенные западинки слабо заселены *Calamagrostis langsdorffii, Equisetum silvaticum* и *Sphagnum girgensohnii* Russ.

Кедровник багульниково-ягодниково-зеленомошный — тип, по экологии и лесотаксационным признакам близкий к предшествующему типу, отличается от него лишь более обильным почвенным увлажнением: почвенно-грунтовые воды расположены на глубине 0.5—0.4 м от поверхности и в напочвенном покрове индицируются присутствием багульника. Почвы торфянисто (дерново)-глеевые тяжелого состава. Древостой имеет сниженную сомкнутость крон — 0.6. Самовозобновление идет преимущественно за счет кедра.

Кедровник ягодниково-моховый также близок к предшествующим типам по экологии и фитоценотическим признакам. Сопряженные с ним почвы торфянисто-подзолисто-глеевые, с неглубокой (0.4—0.5 м) верховодкой. Нанорельеф более резко выражен — пологомелкобугристый с мокрыми криогенными западинками. Главные лесообразователи — кедр при участии ели и лиственницы. В подросте также преобладает кедр. Древостои высокосомкнутые (0.7—0.8), с равномерно-групповым распределением. Подлесок редкий, состоит из обычных видов, иногда с участием стланиковой формы пихты. Горизонтальная мозаичность напочвенного покрова выражена более резко. На приствольных повышениях располагаются бруснично-зеленомошные синузии. Фоновая багульниково-ягодниково-моховая синузия сложена содоминирующими *Ledum palustre, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* при участии *Equisetum silvaticum*, таежных тенелюбов и *Carex globularis*. Мощный моховый покров сложен на 40—50% *Polytrichum commune* и на 25—30% — зелеными лесными мхами. Повсеместно присутствует *Sphagnum girgensohnii* с проективным покрытием 10—15%. В криогенных западинках рассеяны *Calamagrostis langsdorffii, Carex globularis, Equisetum silvaticum* и *Sphagnum teres* (Schimp.) Aongstr.

Кедровник багульниково-моховый сопряжен со слабо дренированными пологонаклонными поверхностями теневых экспозиций. Почвы тяжелосуглинистые, торфянисто-глеевые. Нанорельеф криогенный. Древостой разрежен (0.5—0.6), с явным преобладанием кедра, при участии ели, реже — лиственницы. Самовозобновление успешное, идет преимущественно за счет *Pinus sibirica*. Подлесок сложен редкими низкорослыми кустиками *Rosa acicularis* и стланиковой формой пихты. В группах древостоя вершины бугров заняты бруснично-зеленомошными синузиями. Фоновые участки поверхности заняты сопутствующей багульниково-моховой синузией. Ее характерные представители — содоминирующие *Ledum palustre* и лесные кустарнички группы ягодников, в примеси — *Carex globularis, Equisetum silvaticum*, таежные тенелюбы (*Linnaea borealis, Rubus arcticus*). Мощный моховый покров на 40—50% сложен *Polytrichum commune*, ему сопутствуют зеленые лесные мхи и *Sphagnum russowii* при равном долевом участии. Обводненные криогенные западинки заселены *Calamagrostis langsdorffii* и *Sphagnum riparium*.

VI. Группа лишайниково-моховых лесов

Сообщества, которые входят в эту группу, мы рассматриваем как сообщества, проявляющие экстразональность, и относим их к категории северотаежной растительности. Встречаются они довольно редко и сопряжены с уплощенными местоположениями по периферии заторфованных микродепрессий либо в окружении болот. Лишайниково-моховые леса отличаются угнетенным редкостойным древесным ярусом, обилием кустистых лишайников в напочвенном покрове и доминированием кустарничков при подчиненной роли трав. Поселение лишайников можно объяснить повышенной освещенностью поверхности почвы и жесткими условиями микроклимата из-за изреженности древостоя. В составе группы выделено 2 типа леса, различающихся почвенно-грунтовым увлажнением.

Кедровник с елью лишайниково-зеленомошный — относительно более дренированный тип, сопряжен с торфянистыми или торфянисто-дерновыми тяжелосуглинистыми почвами, относимыми к ряду типичных подбуров. Почвенный криогенез выражен в виде мелкоконтурных западин 0.4—0.5 м гл., полностью обсыхающих летом. Главный лесообразователь — кедр. Ему сопутствуют ель и береза *Betula pendula*. Древостой разреженно-группового размещения, с обширными прогалами, общая сомкнутость крон 0.5—0.6 при средней высоте 17 м. Подрост немногочисленный, состоящий из кедра и ели. Подлесок отсутствует либо состоит из редких низкорослых кустиков *Rosa acicularis, Lonicera altaica, Juniperus sibirica*. На приствольных затененных наноповышениях размещены бруснично-зеленомошные синузии. Обсыхающие летом западинки либо лишены растительности, либо рассеянно заселены *Equisetum silvaticum* и *Carex globularis* при участии *Sphagnum russowii*. Площадь обеих синузий не превышает 10—15%. Остальную площадь занимает фоновая лишайниково-зеленомошная синузия. Она сложена содоминирующими кустарничками рода *Vaccinium* L., *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre* с примесью *Carex globularis* и *Equisetum silvaticum*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 25—30%. Мохово-лишайниковый ярус на 25—30% сложен *Polytrichum commune*, на 40—60 — *Pleurozium schreberi* и на 25—30% — кустистыми лишайниками рода *Cladina*. Лишайники, кроме того, образуют самостоятельные синузии на наиболее освещенных участках, на прогалах.

Кедровник с елью лишайниково-моховый формируется в сходных местоположениях на торфянисто-глеевых почвах тяжелого состава при неглубоком от поверхности (0.15—0.3 м) залегании верховодки. Нанорельеф плоскопологобугристый, с мокрыми криогенными западинками. Древостой имеет сходные с предшествующим типом лесотаксационные показатели. Главные лесообразователи — кедр и ель при участии березы *Betula pendula*. Самовозобновление осуществляется пре-

имущественно за счет темнохвойных пород. Подлесок отсутствует либо сложен редкими низкорослыми кустиками *Rosa acicularis, Juniperus sibirica*, стланиковой формой *Abies sibirica*. В напочвенном покрове с невысоким обилием содоминируют *Vaccinium myrtillus, V.uliginosum* L., *Ledum palustre* и *Empetrum nigrum* с примесью *Carex globularis*. Мохово-лишайниковый ярус сложен на 50—55% *Pleurozium schreberi*, на 20—25 — *Polytrichum commune*, на 10—15 — *Sphagnum russowii* и на 10—15% — кустистыми лишайниками, которые образуют также и самостоятельные синузии на прогалах. В группах древостоя по наноповышениям селятся бруснично-зеленомошные синузии. Днища мокрых криогенных западин заняты рыхлыми дерновинками *Sphagnum girgensohnii*.

VII. Болота внепойменных местоположений

На территории заповедника внепойменным болотообразованием охвачены преимущественно верхние гипсометрические ступени рельефа — верховья рек. Болота чаще всего занимают водосборные воронки и ложбины стока, повторяя в плане их очертания. Глубина торфяников составляет 1.3—5.1 м. По характеру современной растительности мы выделяем 4 типа болотных сообществ, имеющих, как мы полагаем, генетическую преемственность.

Сосняк болотный ерниково-осоково-сфагновый характерен для мелкозалежных (0.5—1.5 м) окраин торфяников на границе с суходолом. Малосомкнутый (0.3—0.4) древостой формирует угнетенная сосна 9—10 м выс. Под ее пологом — густой ярус *Betula nana*. В нижнем подъярусе обильны *Carex globularis, Rubus chamaemorus* L., *Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata*. Моховый покров сложен *Sphagnum russowii*. Стратиграфия подстилающих торфов свидетельствует о суходольном генезисе сосняков, так как залежь на всю глубину сложена лесо-топяными торфами. Очевидно, эти сообщества возникают на месте зональных темнохвойных лесов, деградирующих в ходе агрессивного заболачивания.

Сосняк болотный ерниково-крупноосоково-сфагновый чаще окаймляет переобводненные участки безлесных торфяников либо формируется в речных истоках на торфах мощностью 1.5—2 м. Равно как и предшествующий тип, имеет суходольный генезис, поскольку залежь на всю глубину сложена лесо-топяными торфами. Как мы полагаем, данный тип сообществ имеет эволюционную связь с предшествующим типом, сменяя его в ходе прогрессирующего заболачивания. Древостой малосомкнутый (0.4), угнетенный, сложен сосной, иногда с подъярусом *Betula pubescens*, в среднем 5—7 м выс. Нанорельеф резко дифференцирован. Приствольные наноповышения густо заселены болотными кустарничками и *Betula nana* при участии *Salix myrtilloides* L. Им сопутствуют *Oxycoccus microcarpus* Turcz.ex Rupr., *Empetrum nigrum, Rubus chamaemorus*. Моховый покров сложен *Sphagnum magellanicum* и *S.nemoreum* при участии *Polytrichum juniperinum*. Фоновые местоположения заняты содоминирующими крупными осоками *Carex lasiocarpa, C.rostrata* при участии *Menyanthes trifoliata, Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris* Pers., *Betula nana*. В моховом покрове доминируют *Sphagnum balticum* (Russ.) C.Jens., *S.flexuosum* при участии *S.nemoreum*. Обводненные мочажинки рассеянно заселены *Menyanthes trifoliata, Carex limosa* и *Sphagnum flexuosum*.

Сосняк болотный кустарничково-осоково-сфагновый формируется в сходных экотопах и представляет собой чаще всего залесенное обрамление открытых болотных топей с мощностью торфов около 2 м. Признаки древостоя те же. Напочвенный покров двучленный. На приствольных наноповышениях доминируют болотные кустарнички *Empetrum nigrum, Betula nana*, в примеси — *Rubus chamaemorus* и *Oxycoccus microcarpus*. Моховый покров сложен сфагнами (*Sphagnum magellanicum, S.russowii*) при участии *S.fuscum* (Schimp.) Klinggr. Растительность фоновых

участков индицирует сильную поверхностную переобводненность. Содоминируют *Carex limosa* и *Scheuchzeria palustris* L., в примеси — *Menyanthes trifoliata, Eriophorum vaginatum* L., *Andromeda polifolia, Carex pauciflora.* Моховый ярус сложен *Sphagnum balticum* при участии *S. angustifolium.* Заполненные водой криогенные мочажинки зарастают *Menyanthes trifoliata, Carex limosa* и мхами рода *Drepanocladus.*

Можно предположить, что сообщества этого типа генетически связаны с предшествующими и являются эволюционно более поздней стадией их развития в ходе прогрессирующего заболачивания.

Болото осоково-сфагновое грядово-мочажинное представляет собой наиболее зрелую стадию заболоченности. Болота имеют максимальные мощности подстилающих торфов, сильно переобводнены, некоторые их участки непроходимы даже в засушливые периоды лета. Микрорельеф четко дифференцирован. Протяженные узкие гряды, 0.25—0.3 м выс., изредка поросшие сосной, чередуются с мокрыми мочажинами и вторичными озерками (1.5—2 м гл. и более). Гряды заселены болотными кустарничками при участии *Betula nana.* Им сопутствуют *Menyanthes trifoliata, Eriophorum vaginatum, Oxycoccus microcarpus.* Моховый покров сложен *Sphagnum magellanicum* и *S. nemoreum* при участии *S. fuscum.* Плоские межгрядья заселены *Carex limosa, C. dioica* L., *C. pauciflora, Scheuchzeria palustris.* Моховый покров межгрядий сложен гигрофильными плавающими сфагнами (*Sphagnum balticum* и *S. jensenii* H. Lindb.). Во вторичных озерках рассеянно произрастают *Menyanthes trifoliata* и *Carex rostrata.* Судя по стратиграфии торфов, сообщества данного типа имеют двоякий генезис: 1) мелководное заболачивание, когда очагами заболачивания послужили заполненные водой истоково-приводораздельные термокарстовые воронки; 2) суходольное заболачивание лесов в переувлажненных слабопроточных депрессиях поверхности и на подтопляемых окраинах торфяников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Елизарьева М.Ф. Схема ботанико-географического районирования восточной окраины Западно-Сибирской низменности (в пределах таежной зоны) // Изв. Томск. отд. ВБО. Красноярск, 1964. С. 13—30. — *Елизарьева М.Ф.* Опыт ботанико-географического районирования и зонального расчленения левобережья Енисея в пределах таежной зоны // Матер. Межвуз. конф. по геоботаническому районированию СССР (21—24 декабря 1964 г.). М.: Изд-во МГУ, 1967. С. 187—193. — *Коротков И.А.* Леса бассейна р.Бахты // Типы лесов Сибири. Вып. 2. Красноярск: Изд-во ИЛиД, 1969. С. 216—229. — *Куваев В.Б.* Растительность бассейна р.Варламовки // Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского Севера. М.: Изд-во ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. С. 184—190. — *Пьявченко Н.И.* К изучению болот Красноярского края // Заболоченные леса и болота Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5—32. — *Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 104 с. — *Шумилова Л.В.* Схема ботанико-географического районирования Красноярского края // Вопросы географии Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1962. С. 159—170.

Институт леса и древесины СО РАН
Красноярск

Получено 14 I 1991

SUMMARY

The soil and vegetation covers of the reserve is described. Seven large groups of communities (the forest, bog and meadow types) are distinguished. They are specific in their topography and edaphophytocoenotical characters. The groups are characterized according to the types of communities.

СООБЩЕНИЯ

УДК 56:581.45:582.632.1:551.81(571.66)

О.Д.Лавренко

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ *ALNUS BERINGIANA* (*BETULACEAE*) ИЗ РАННЕГО ПАЛЕОГЕНА ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

O.D.LAVRENKO. THE MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF LEAVES IN *ALNUS BERINGIANA* (*BETULACEAE*) FROM THE LOWER PALEOGENE OF THE WESTERN KAMCHATKA

Рассмотрен один из самых древних достоверно определимых видов ольхи, отпечатки листьев которого широко распространены в позднепалеоценовых—раннеэоценовых отложениях р.Снатол (Западная Камчатка). Хорошая сохранность и обилие отпечатков позволяют выявить признаки сходства данного вида с современными видами ряда *Japonicae*, имеющего разорванный евроазиатско-североамериканский ареал. Для вида *Alnus beringiana*, его современных и ископаемых аналогов произведена также статистическая обработка с целью сравнения рядов изменчивости некоторых признаков.

Alnus beringiana Budants. является одним из заметных представителей флоры паланского типа, открывающей палеосукцессионный ряд кайнозойской палеофлоры Западной Камчатки (Буданцев, 1989). Остатки этого вида известны из палеоценовых и нижнеэоценовых отложений в бассейнах рек Половинка, Снатол, Рассошина, Майнач на западе Камчатки. Архаичный облик тафофлор паланского типа определяется доминированием в них древнеарктического элемента, восходящего к позднему мелу (Буданцев, 1983). Это прежде всего такие широко распространенные вымершие виды, как *Equisetum arcticum* Heer, *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Platanus raynoldsii* Knowlt., *P.basicordata* Budants., *Ulmus pseudobraunii* Hollick, *Acer arcticum* Heer, *Aesculus magnificum* (Knowlt.) Iljinskaja, *Viburnum antiquum* (Newb.) Hollick, *Quereuxia angulata* Krysht., *Haemantophyllum kamtschaticum* Budants.

Среди немногочисленных видов березовых выделяется обилием отпечатков листьев *Alnus beringiana.*

При кратком первоописании этого вида Л.Ю.Буданцев (1982) отметил неустойчивость и сильную изменчивость морфологических признаков листьев, а также указал на определенное сходство *A.beringiana* с современным видом *A.nepalensis* D.Don, распространенным в тропических и субтропических районах восточной Индии и Индо-Китая.

Дополнительные сборы остатков листьев из позднепалеоценовых раннеэоценовых отложений в бассейне р. Снатол, произведенные Е.Р.Моховым в 1988 г., позволили более подробно изучить морфологическую изменчивость листьев этого вида, уточнить его положение в системе рода *Alnus.*

Голотипом *A.beringiana* (рис. 1, *2*) является отпечаток листа из палеоценовых отложений р.Половинки, характеризующийся следующими признаками: эллиптической формой пластинки листа, округлым основанием, индексом отношения длины к ширине, равным 1.5, крупными зубцами с заканчивающимися в них вторичными жилками. Аналогичные признаки встречаются и у отпечатков листьев *Alnus* с р.Снатол.

Вместе с типовым материалом было исследовано около 80 отпечатков листьев и их определимых фрагментов.

По величине, форме, зубчатости пластинок и некоторым деталям жилкования совокупность листьев *A.beringiana* может быть условно разделена на 2 группы — *А* и *Б*.

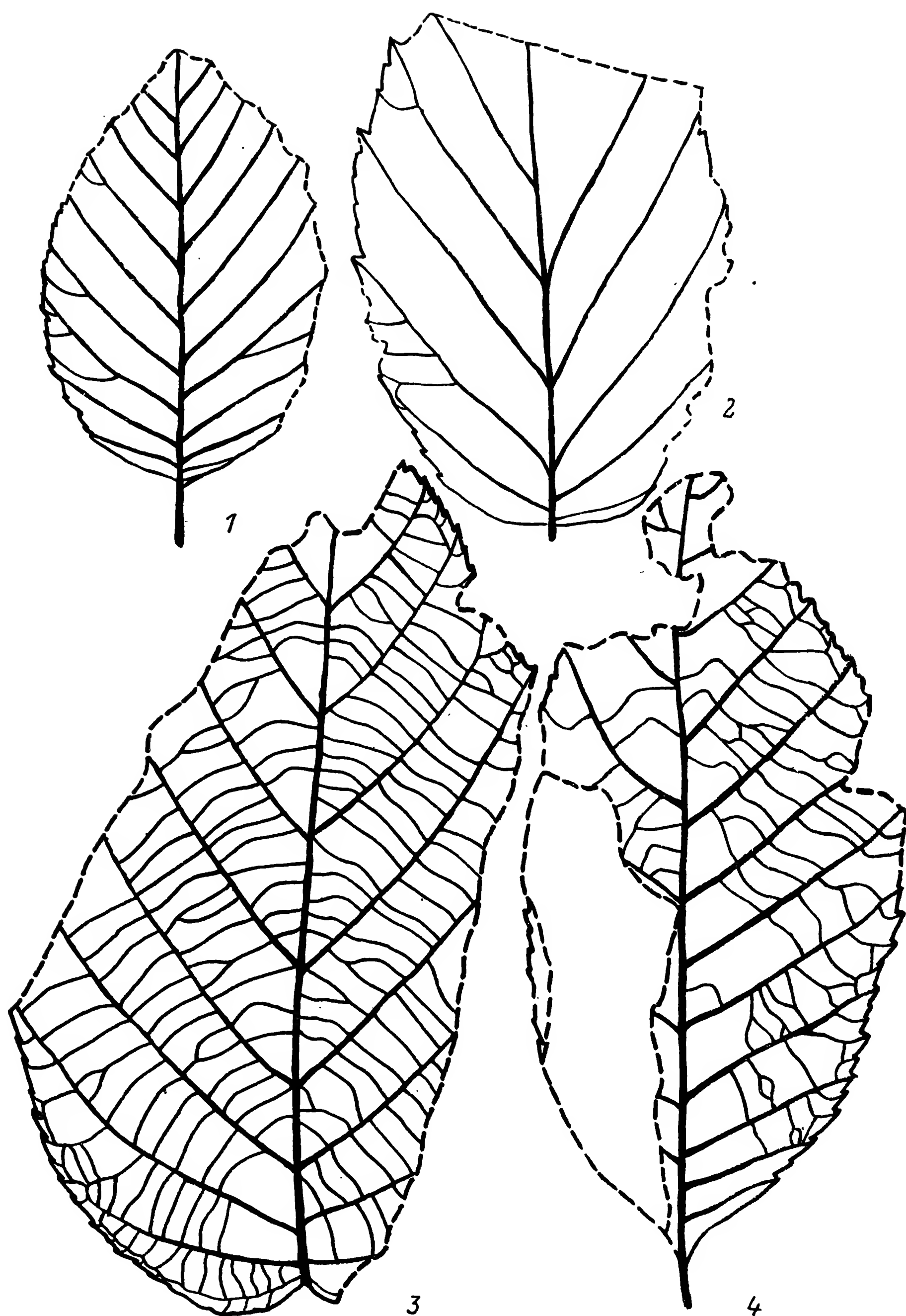


Рис. 1. *Alnus beringiana.*

1, 3, 4 — Западная Камчатка, р. Снатол, палеоцен—нижний эоцен, колл. БИН 960-7, образцы 3456 (*1*), 3429 (*3*), 3420 (*4*); *2* — Западная Камчатка, р. Половинка, палеоцен—нижний эоцен, колл. БИН 960-5, образец 586. *1* — переходная группа, *2* — голотип, *3* — группа *А*, *4* — группа *Б*.

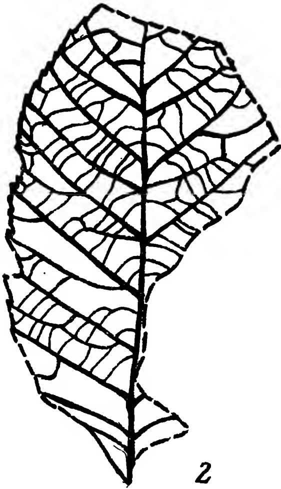


Рис. 2. *Alnus beringiana.*

Западная Камчатка, р. Снатол, палеоцен—нижний эоцен, колл. БИН 960-7, образец 3386, лист группы *Б.*

Хотя листья этих групп, особенно их крайние формы, имеют очевидные различия, между ними встречены переходные типы (рис. 1, *1*).

В группе *А* (рис. 1, *3*; табл. I, *6*; II, *5б*) преобладают крупные листья, от 8 до 20 см дл. и 5—15 см шир., в то время как для группы *Б* (рис. 1, *4*; 2; табл. I, *5*; II, *4*, *5а*) характерны более мелкие листья, 5.5—13 см дл. и 2.5—7 см шир. Количественная характеристика распределения признаков групп *А* и *Б* приведена в табл. 1, размеры листовой пластинки — в табл. 2.

Форма листовых пластинок может быть яйцевидной, обратнояйцевидной или эллиптической, причем если для листьев группы *А* одинаково характерны как эллиптическая, так и яйцевидная формы, то в группе *Б* преобладают листья эллиптической формы. Обратнояйцевидные листья встречаются очень редко. Индексы отношения длины к ширине также достаточно специфичны для каждой группы. Так, в группе *А* преобладают более широкие листья (с индексами 1.2—1.7), а в группе *Б* — более узкие (1.6—2.2), что показано на рис. 3, где приведено распределение индексов для всего вида и отдельно для групп *А* и *Б* без учета переходных форм.

Для пластинок листьев группы *А* характерно основание от выемчатого до глубоко сердцевидного, а группы *Б* — клиновидное и клиновидно низбегающее. Переходные формы могут иметь округлое и округло-клиновидное основание. Верхушки листьев менее изменчивы; они, как правило, оттянутые, заостренные.

Характер зубчатости подвержен значительным колебаниям. У 37% листьев зубцы, в которых заканчиваются вторичные жилки, крупнее остальных (рис. 4, *1*; табл. I, *6*), у 63% все зубцы одинакового размера (рис. 4, *2*; табл. II, *1*). Вторичная жилка при вхождении в зубец несколько отгибается вниз, соответственно этому кончик зубца, в котором она заканчивается, также направлен вниз. Такие зубцы асимметричны, обычно они имеют выпуклую наружную и выпуклую в меньшей степени или выпукло-вогнутую внутреннюю стороны (табл. II, *1*; рис. 4, *1*). Сходную форму могут иметь и зубцы, в которых заканчиваются ответвления вторичных жилок. Зубцы, в которых заканчиваются ответвления третичных жилок, и все зубцы в нижней трети листа мелкие, вверх направленные, коротко заостренные.

Сходный характер зубчатости имеется и у голотипа: вторичные жилки заканчиваются в более крупных отогнутых зубцах, между которыми находятся мелкие, заостренные, вверх направленные зубцы.

Для вида характерно перистое краспедодромное жилкование. Центральная жилка в 2—3 раза толще боковых. Боковые жилки попарно сближенные, более частые у верхушки листа, в числе 8—12 пар. Нижние 2—3 пары вторичных жилок сближены у основания и отходят, как правило, под бóльшим углом, чем верхние. Этот признак выражен отчетливо у листьев группы *А*, имеющих сердцевидное основание, и менее сильно — у листьев групп *А* и *Б*, имеющих округлое основание. У 18% листьев группы *Б* с клиновидным основанием сближенные у основания вторичные жилки отходят под тем же углом, что и расположенные выше (рис. 2). Боковые жилки на концах дают 1—2 ответвления, которые обычно заканчиваются в зубцах.

У отдельных экземпляров наблюдается брохидодромное соединение внешних ответвлений нижних боковых жилок (рис. 1, *2*, *3*). Кстати, именно этот признак послужил основанием для сравнения *A. beringiana* с современным видом *A. nepalensis.* У листьев группы *А* встречаются только внешние базископические ответвления, а в группе *Б* — также внутренние акроскопические и вильчатое ветвление боковых жи-

ТАБЛИЦА 1

Количественное распределение морфологических признаков листа, % у видов *Alnus*

Признаки	*A.beringiana*				*A.subcordata*	A.japonica	*A.protophylloides*
	группы			весь вид (100 %)			
	А (41 %)	*Б* (42 %)	переходная (17 %)				
Форма листа							
Эллиптическая	19	31	11	61	68	52	29
Яйцевидная	22	11	3	36	30	5	42
Обратнояйцевидная	—	—	3	3	2	43	8
Округлая	—	—	—	—	—	—	12.5
Ассиметричная	—	—	—	—	—	—	8.5
Основание							
Сердцевидное	23	—	—	23	41	—	40
Выемчатое	4	2	8.5	16.5	3	—	—
Округлое	8	12	8.5	33.5	44	14	23
Клиновидное	—	28	—	30	12	86	20
Пельтатное	—	—	—	—	—	—	17
Зубцы							
Мелкие равные	17	35	11	63	57	73	86
Средние и крупные неравные	24	7	6	37	43	37	14
Жилки							
Нижние пары вторичных жилок отходят:							
под одинаковым углом с расположенными выше	—	18	—	18	10	71	15
под разными углами	41	24	17	82	90	29	85
Вильчато разветвляющиеся вторичные жилки:							
есть	—	14	3.5	17.5	21	39	25
нет	41	28	16.5	82.5	79	61	75
Вставочные жилки:							
есть	—	24	—	24	19	28	19
нет	41	18	17	76	81	72	81

ТАБЛИЦА 2

Размеры пластинки листа, см у видов *Alnus*

Размеры пластинки листа	*A.beringiana*				*A.subcordata*	A.japonica	*A.protophylloides*
	группы			весь вид			
	А	*Б*	переходная				
Ширина	5—15	2.5—7	3—6	2.5—15	3—19	2.5—7	2.2—12
Длина	8—20	5.5—13.5	7—9	5.5—20	2—16	4.2—13.5	3.2—13

лок. Этот признак выражен у 30% листьев этой группы. В этой же группе у 60% листьев наблюдаются вставочные жилки между боковыми жилками, более тонкие и не достигающие края пластинки.

Жилки третьего порядка у большинства экземпляров четкие, слабо разветвленные, перпендикулярные боковым жилкам. У листьев группы *А* они чаще прямые, а

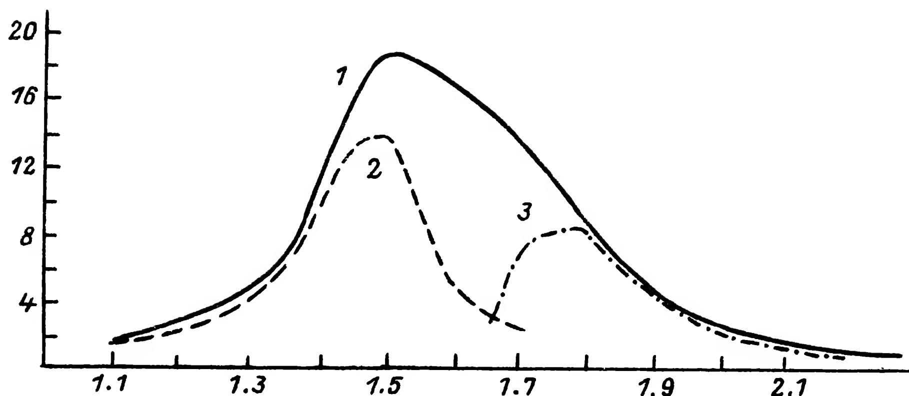


Рис. 3. Распределение индексов отношения длины к ширине листа у *Alnus beringiana.*

1 — весь вид, *2* — группа *А*, *3* — группа *Б*. По оси ординат — количество исследованных листьев, %; по оси абсцисс — отношение длины к ширине листа.

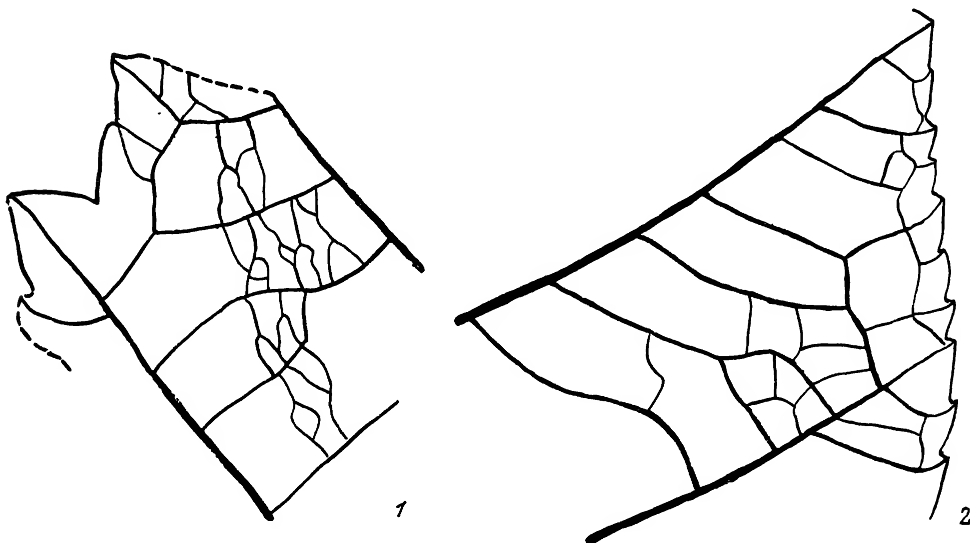


Рис. 4. *Alnus beringiana.*

Западная Камчатка, р. Снатол, палеоцен—нижний эоцен, колл. БИН 960-7, образцы 3378 (*1*), 3416 (*2*).

у листьев группы *Б* более извилистые, отходящие от боковых субперпендикулярно. Жилки четвертого порядка тонкие, отходят от третичных под прямым углом. Жилки пятого порядка образуют четырехугольные ячейки.

Имеется один отпечаток плодущих сережек (табл. I, *1*). Сережки некрупные, 1.5 см дл., 1.2 см в диам., на коротких толстых ножках, собраны в пучок по 2—3. По форме и размеру, количеству чешуй они аналогичны сережкам, описанным как *A. beringiana* с р. Анадырки, приведенным при описании типового материала (Буданцев, 1982).

Согласно изученному нами материалу, подтвердилось первоначальное мнение о широкой амплитуде морфологической изменчивости листьев *A. beringiana*, образующих, однако, непрерывный морфотипический ряд с сильно различающимися крайними формами. Принадлежность всей совокупности исследованных листьев к одному виду не вызывает сомнений.

A.beringiana является наиболее древним из известных на северо-востоке Азии видов ольхи. В то же время по отдельным группам признаков он может быть сравним с некоторыми современными и ископаемыми видами ольхи. Среди современных наиболее близки виды ряда *Japonicae* Czerep. секции *Haplostachys* Czerep.: *A.japonica* (Thunb.) Steud., *A.maritima* (Marsh.)Muhl., *A.orientalis* Decaisne, *A.subcordata* C.A. Mey., *A.trabeculosa* Hand.-Mazz. (Черепанов, 1955).

На основе материалов гербария БИН РАН было произведено сравнение с 2, как нам кажется, наиболее сходными современными аналогами *A.beringiana* из этого ряда — *A.subcordata* (исследованный материал составил 200 листьев) и *A.japonica* (50 листьев).

A.subcordata обладает аналогичной *A.beringiana* изменчивостью форм листовой пластинки и основания (табл. 1). Как показало изучение листьев *A.subcordata*, эти признаки связаны с внутривидовой и побеговой изменчивостью. Наиболее типичны для *A.subcordata* эллиптические листья с округлым и слабосердцевидным основанием. Крупные листья с глубокосердцевидным основанием обычно представляют собой листья жировых побегов. Менее характерны узкие листья (индекс 2.0—3.0) с клиновидным или округлым основанием. Такие листья могут располагаться как на отдельных побегах, так и на одних и тех же побегах с типичными листьями *A.subcordata.*

В последнем случае они мельче и обычно находятся у основания побега, т.е. являются наиболее ранними листьями, закладывающимися на побеге первыми.

По аналогии с современным видом распределение листьев *A.beringiana* по группам *A* и *Б* может отражать как внутривидовую, так и побеговую изменчивость.

У *A.subcordata*, как и у *A.beringiana*, преобладают листья с мелкими простыми зубцами (57%). Сближенные у основания вторичные жилки встречаются у 43% всех листьев, вильчато разветвляющиеся — у 21, вставочные жилки — у 24%. Близкие цифры характеризуют и листья *A.beringiana.* Однако в отличие от *A.beringiana* у *A.subcordata* нет листьев с узкоклиновидным основанием и ответвления боковых жилок заканчиваются, как правило, не в зубцах, а в синусах между ними.

По распределению индексов отношения длины к ширине, характеру краевой зубчатости (мелкие, простые и крупные неравные зубцы), оттянуто клиновидному основанию, вильчато разветвляющимся вторичным жилкам и наличию вставочных жилок листья камчатского вида сходны с видом *A.japonica* (табл. I, *2*; II, *2*), распространенным в Японии, Южной Корее, северо-восточном Китае. Но для этого вида не характерны яйцевидные листья с сердцевидным основанием и сближенные у основания вторичные жилки, как в группе *A* у *A.beringiana.* Кроме того, у *A.japonica* меньшее количество вторичных жилок и они отходят под более острым углом, чем у *A.beringiana.*

Листья группы *Б* вида *A.beringiana* обнаруживают признаки сходства с листьями видов *A.maritima, A.orientalis, A.trabeculosa* (акроскопические ответвления, вильчато разветвляющиеся вторичные жилки, клиновидное и округлое основание, мелкие, коротко заостренные, направленные вверх зубцы). Вид *A.beringiana* близок к *A.trabeculosa* и по количеству вторичных жилок.

Ряд *Japonicae* секции *Haplostachys* имеет дизъюнктивный евроазиатско-североамериканский ареал и объединяет виды, приуроченные к побережьям теплых морских бассейнов (Корчагина, 1980). Такое распространение вполне отвечает условиям произрастания *A.beringiana* в долинных лесах с участием вымерших видов *Ginkgo, Metasequoia, Magnolia, Cercidiphyllum, Platanus, Aesculus, Hydrangea.*

Что касается других ископаемых видов ольхи на Камчатке, то среди них к *A.beringiana* близко примыкает *A.protophylloides* Budants. et Golovneva из верхнеэоценовых захоронений на мысе Геяклен и в устье р.Иргирниваям (Буданцев, Головнева, 1986). Этот вид сходен с *A.beringiana* преобладанием листьев с мелкими простыми зубцами (86%), наличием вильчаторазветвляющихся (29%) и вставочных жилок (19%). Нижние пары вторичных жилок у 80% листьев сближены у основания. Но в отличие от *A.beringiana* у *A.protophylloides* могут встречаться листья с асимметричной (одна половина листа эллиптическая, другая — яйцевидная), округлой или даже несколько вытянутой в ширину листовой пластинкой. Ярко выраженное различие между

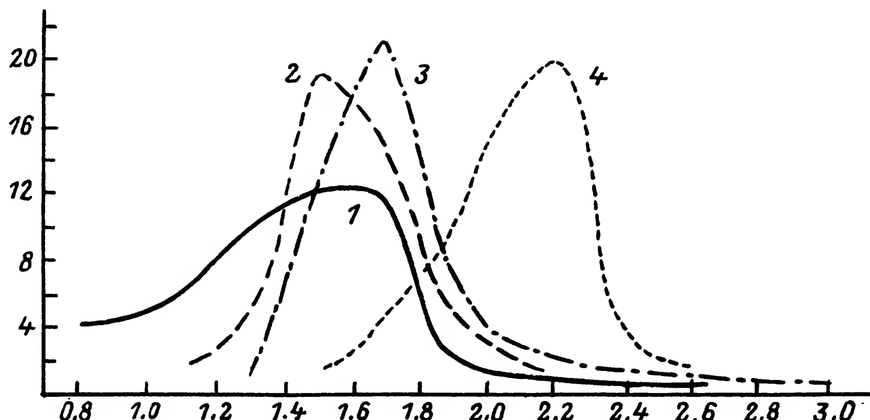


Рис. 5. Распределение индексов отношения длины к ширине листа у *Alnus beringiana* и сравниваемых видов.

1 — *Alnus protophylloides*, *2* — *A.beringiana*, *3* — *A.subcordata*, *4* — *A.japonica*. По оси ординат — количество исследованных листьев, %; по оси абсцисс — отношение длины к ширине листа.

этими 2 видами заключается и в присутствии у 17% листьев *A.protophylloides* пронзенного пельтатного основания. Распределение индексов листа (рис.5) также заметно отличается от такового у *A.beringiana*. К *A.protophylloides* относится, очевидно, несколько отпечатков листьев, описанных из этого же местонахождения как *A.tzurupae* Cheleb. (Челебаева, 1988). Они могли принадлежать к формации «нормальных» листьев без пельтатного основания.

К *A.protophylloides* близок вид *A.hokkaidoensis* Tanai, описанный А.И.Челебаевой (1991) из верхнего эоцена Точилинского разреза на Западной Камчатке. У этого вида встречаются как округлые листья со сложно-зубчатым краем, сходные с листьями группы *А* у *A.beringiana*, так и эллиптические с мелкими неравными зубцами, как у части листьев из группы *Б*. У *A.hokkaidoensis*, однако, не обнаружены листья с характерным пельтатным и сердцевидным основанием, что отличает его от *A.protophylloides* и *A.beringiana*.

В угленосных верхнеэоценовых слоях иргирнинской свиты, откуда происходят остатки *A.protophylloides* (но в соседнем местонахождении — в бухте Подкагерной), Челебаевой (1988) описан еще один вид — *A.schanceri* Cheleb. Листья этого вида по форме пластинок соответствуют крупным непельтатным экземплярам листьев *A.protophylloides*, а по характеру краевой зубчатости — листьям группы *А* *A.beringiana*, но от последнего отличаются более редкими боковыми жилками. Единичные отпечатки листьев видов *A.tzurupae* и *A.schanceri* описаны в цитированной работе Челебаевой и из более молодых верхнеолигоценовых—нижнемиоценовых слоев крутогоровской свиты в бассейне р.Крутогоровой на юге Центральной Камчатки.

Таким образом, вид *Alnus beringiana* из нижнепалеогеновых отложений Западной Камчатки обладает признаками, которые позволяют сближать его с современными представителями ряда *Japonicae* секции *Haplostachys*. Наиболее существенные из них, как нам кажется, следующие.

1. Форма листовой пластинки. Наиболее характерна эллиптическая форма, встречаются обратнояйцевидная и яйцевидная, не характерна округлая. Отношение длины к ширине листа больше 1.1 (рис. 5).

2. Вильчатое разветвление вторичных жилок.

3. Акроскопические ответвления от вторичных жилок.

4. Простые зубцы (чаще одинакового размера). Самые кончики зубцов, в которые входят вторичные жилки, обычно направлены вниз.

5. Оттянутая верхушка листа.

6. Наличие петель в нижней части листа.

Как показало сравнение вида *A.beringiana* с видом *A.subcordata*, имеющим аналогичный ряд изменчивости форм листовой пластинки и основания, распределение листьев *A.beringiana* по группам *А* и *Б* отражает не только внутривидовую, но и побеговую изменчивость. Так, вероятно, самые крупные листья с глубокосердцевидным основанием из группы *А* представляли собой листья жировых побегов и последние верхушечные листья обычных побегов, а наиболее мелкие, вытянутые в длину, с нерегулярным жилкованием листья группы *Б*, вероятно, располагались у основания побегов.

Более молодые, эоценовые—олигоценовые виды, известные с территории Западной Камчатки, обладают сходной с *A.beringiana* изменчивостью признаков жилкования и зубчатости, но отличаются от него появлением листьев с округлой и асимметричной пластинкой и пельтатным основанием, что не характерно для вида *A.beringiana* и его современных аналогов. Вероятно, эти виды имеют связь с другими, более молодыми секциями рода *Alnus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л.Ю. *Betulaceae* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 2. С. 120—137. — *Буданцев Л.Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с. — *Буданцев Л.Ю.* Ископаемая флора и фитостратиграфия палеогена Западной Камчатки // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л.: Наука, 1989. 102 с. — *Буданцев Л.Ю., Головнева Л.Б.* Новый вид рода *Alnus* (*Betulaceae*) с пельтатными листьями в позднеэоценовой флоре северо-запада Камчатки // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 246—254. — *Корчагина И.А.* Семейство березовые (*Betulaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5 (1). С. 311—324. — *Челебаева А.И.* Позднеолигоценовая—раннемиоценовая флора Камчатки // Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М.: Наука, 1988. С. 25—68. — *Челебаева А.И.* Флористическая характеристика снатольского и ковачинского горизонтов // Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 467. С. 46—63, 76—119. — *Черепанов С.К.* Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. Л., 1955. Т. 17. С. 90—109.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1992

УДК 782.2:581.9:(234.421.1):56.07 ©Бот. журн., 1992 г., т. 77, №11

С.В.Сябряй

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ УКРАИНСКИХ КАРПАТ В ПЛИОЦЕНЕ

S.V. SYABRYAY. THE MAIN STAGES OF DEVELOPMENT OF FLORA AND VEGETATION OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS IN PLIOCENE

Приведена характеристика основных этапов развития флоры и растительности Украинских Карпат в плиоцене.

В течение плиоцена выделяются три основных этапа и один переходный этап развития флоры и растительности.

Понт — время широкого развития хвойных лесов и формирования пояса темнохвойных лесов.

Дакий — расширение площадей, занятых широколиственными лесами, зоны заболоченных лесов.

Дакий-левантин — изменения в составе растительных сообществ, но недостаточно резкие, чтобы разделять эти этапы, как это сделано по палеозоологическим дан-

ным. Это как бы переходный этап развития флоры и растительности, характерный для всего Центрального Паратетиса.

Поздний левантин — обеднение всех растительных сообществ за счет выпадения из их состава более теплолюбивых элементов. Это резкое повышение (до 70%) участия в составе растительного покрова четвертичных элементов.

Материалом для исследований послужили угли и вмещающие их осадочно-туфогенные породы плиоцена, отобранные в Закарпатье по скважинам, пробуренным на месторождениях бурого угля и углепроявлениях: Ильница, Горбки, Рокосово, Березинка, Великий Раковец, Ужгород и др. Наиболее полным является разрез месторождения Ильница, в котором вскрыто 5 рабочих пластов угля, относимых к нижнему и верхнему угленосным горизонтам. На других месторождениях обнаружено 1 или 2 угольных пласта, которые скоррелированы мною с пластами месторождения Ильница по составу их спорово-пыльцевых комплексов.

На основании обобщения палинологических данных по всем исследованным разрезам плиоцена Закарпатья (Сябряй, 1967, 1970; 1975 а,б; Сябряй и др., 1969) предлагается характеристика основных этапов развития флоры и растительности Украинских Карпат в плиоцене.

Граница между миоценом и плиоценом проводится по подошве осадков верхнего паннона s.l. или Кошелевской свиты (Шеремета, 1958; Сябряй, 1970) (см.таблицу).

СХЕМА СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ПЛИОЦЕНА ЗАКАРПАТЬЯ

Миоцен	Плиоцен			Отдел
верхний	нижний	средний	верхний	Подотдел
Паннон s.l.				Надъярус
В. сармат—мэотис	Понт	Дакий	Левантин	Ярус
Изовская свита	Кошелевская свита		Ильницкая свита	Свита

В начале позднего паннона в Закарпатье имела место трансгрессия моря и установилась очень короткая связь с нормально соленым морским бассейном, в результате чего в осадках низов кошелевской свиты (горизонты Д и Е паннона Закарпатья) имеются виды остракод, общие с остракодами из осадков понтического яруса Крымско-Кавказской области (Шеремета, 1958).

Картина растительности этого времени по сравнению с ранним панноном s.l. (Сябряй, 1969, 1970, 1975 а) резко изменилась. Широколиственные леса отошли на второй план, а главную роль стали играть хвойные леса, в составе которых господствующее положение заняли разные виды сосны. В то же время резко увеличилось участие темнохвойных пород. Вероятно, темнохвойные леса сформировали отдельный пояс. В состав этих лесов в наибольшем количестве входили различные виды елей, среди которых уже встречались *Picea* cf. *abies* (L.) Karst., а также пихта и виды тсуги. В составе последнего рода наиболее значительной была роль *Tsuga* cf. *diversifolia* (Maxim.) Mast. В этих группировках встречались единичные *Cedrus, Podocarpus* и *Ginkgo.*

Широколиственные леса в сравнении с раннепаннонскими были несколько обеднены. Влажные долинные леса занимали меньшую площадь; здесь обитали *Carya* (главная лесообразующая порода), *Alnus, Salix, Pterocarya*, встречались единичные экземпляры *Liquidambar*. По берегам рек, вероятно, произрастали немногочисленные *Taxodium* и единичные *Glyptostrobus.*

В составе предгорных и горных лиственных лесов были *Juglans, Quercus, Ulmus, Fagus, Zelkova, Celtis, Acer, Tilia, Carpinus* и некоторые виды *Pinus*. В кустарниковом ярусе встречались *Corylus*, представители семейств *Caprifoliaceae, Elaeagnaceae, Oleaceae*, а также *Rhododendron*, для которого необходимы высокая влажность воздуха и хорошо дренированные почвы. Возможно, кустарничковые виды этого рода могли быть и в субальпийском поясе, где произрастали представители семейств *Caryophyllaceae, Gentianaceae, Ranunculaceae* и др. Для этого времени очень характерны ассоциации Pinus и Ulmus, что отмечают также О.Н. Рыбакова (1966) для Со-

лотвинской впадины Закарпатья и E. Planderová (1962) для позднего неогена Словакии.

В лесах времен накопления кошелевской свиты имелся более богатый травяной покров, чем в ранние этапы. В его составе было много папоротников сем. *Polypodiaceae*, различные виды *Lycopodium*.

Субтропические элементы почти исчезли. Судя по составу растительности, снижение температуры, начавшееся в раннем панноне (Сябряй, Щекина, 1983), продолжалось и в начале позднего, т.е. в понте. Несколько повысилась влажность, что, вероятно, и обусловило существование темнохвойных лесов, состоящих из *Picea, Abies, Tsuga*, которые (особенно *Tsuga*) растут при большой влажности воздуха и на хорошо дренированных почвах. В понтических лесах этот род был очень хорошо распространен, в частности *Tsuga* cf. *diversifolia*.

В начале позднего паннона s.l., по данным Е.Ф.Малеева (1964), наблюдались отдельные проявления второй фазы орогенного вулканизма, что, по моему мнению, имело климатоформирущее влияние. Климат времени накопления пород низов Кошелевской свиты был умеренным, влажным, с мягкой зимой и частыми туманами. Уменьшение солнечной радиации вследствие запыления атмосферы вулканическим пеплом и вместе с тем достаточная влажность воздуха создали условия для существования теневыносливых и нуждающихся во влажном воздухе темнохвойных лесов. О повышении влажности свидетельствует и значительное участие в лесных сообществах клена, некоторых кустарниковых пород (*Rhamnus*, представители *Caprifoliaceae*), которые могут переносить повышение температуры, но чувствительны к недостаточной влажности почвы и сухости воздуха (Сябряй, 1989).

В среднем—начале позднего плиоцена (дакий-левантин) прекратил свое существование Паннонский бассейн. В Чоп-Мукачевской впадине остались отдельные небольшие лагуны и озера, которые зарастали и заболачивались в течение позднего паннона. В результате этого впоследствии образовались небольшие пласты и прослойки бурого угля и углистых глин. В разрезе верхнепаннонских отложений Солотвинской впадины встречены лишь слои углистых глин небольшой мощности (Шеремета, 1958).

Позднеплиоценовый этап развития Закарпатского прогиба начался с образования системы больших разломов (Малеев, 1964). В результате вулканических извержений по этим разломам шло накопление вулканогенных пород Гутинской свиты, сформировавших Выгорлат-Гутинский хр. На западе и юго-западе от него произошло опускание территории, на которой образовался ряд мелководных озер. В течение позднего плиоцена эти озера зарастали, заболачивались, там шло накопление осадочных угленосных пород Ильницкой свиты, датируемых поздним плиоценом (Буров, Шеремета, 1954). Для Ильницкой свиты характерно переслаивание осадочных и вулканогенных пород, особенно в средней его части.

Подробный состав спорово-пыльцевых комплексов осадков верхов Кошелевской и низов Ильницкой свит свидетельствует о весьма незначительных изменениях в довольно разнообразной растительности среднего и начала позднего паннона (Сябряй, 1969, 1970, 1975б; Сябряй и др., 1969).

Довольно однообразные флора и растительность в течение большого отрезка времени среднего и позднего плиоцена не дают оснований для четкого разграничения этих этапов по палеофлористическим данным во всей внутренней части Карпатской дуги. В палеоботанической литературе (Pop, 1936; Ţicleanu et al., 1981) часто встречается упоминание о дакий-левантинской флоре, а позднелевантинская флора выделяется уверенно. Вероятно, это связано с палеоэкологическими особенностями районов внутренней части Карпатской дуги, где благодаря существованию Паннонского бассейна, а затем его дериватов были чуть приторможены процессы континентализации климата в течение позднего плиоцена. В результате этого проявилась некоторая консервативность состава растительных группировок. Закарпатье является частью внутренней зоны Карпатской дуги, для него справедлива такая же возрастная характеристика флор времени накопления осадков среднего — начала позднего плиоцена. Полученные мною данные также свидетельствуют о том, что пра-

вильнее говорить о растительных сообществах дакий — левантина при характеристике времени накопления нижнего угленосного горизонта Ильницкой свиты (V и IV рабочие пласты).

Если судить по составу спорово-пыльцевых комплексов, то во второй половине позднего паннона (дакий) по сравнению с первой произошли заметные перестройки в составе растительности: снизилась роль хвойных лесов, их состав тоже изменился, лиственные леса вновь начали приобретать былое влияние. В составе пестрого растительного покрова имелось несколько типов растительных сообществ: на равнинной части прогиба — заболоченные и влажные долинные леса, затем леса сухих предгорий, лиственные и хвойные горные леса.

Расширилась зона заболоченных лесов, в которых доминировали *Taxodium* Nyssa. Пыльцевые зерна *Nyssa* очень напоминают пыльцу современного вида *Nyssa aquatica* L., обитающего в заболоченных лесах Северной Америки (штаты Виргиния, Иллинойс, Северная Флорида) совместно с *Taxodium* (Schimper, 1903). Здесь же обитали папоротники *Osmunda*. На подсыхающих болотах встречались единичные *Glyptostrobus*, возможно, вид *G.europaeus* (Brong.) Heer, найденный в отпечатках. В заболоченных местах обитали многочисленные представители рода *Alnus*, а также *Carya*. На окраинах заболоченных территорий произрастали единичные *Myrica*. Во влажных береговых лесах на аллювиальных почвах обитали *Ulmus, Liquidambar, Carpinus, Juglans, Cercidiphyllum*, некоторые виды *Quercus, Pterocarya, Acer, Platanus*. Эти же породы участвовали в составе долинных лесов, в которых была велика роль и сем. *Betulaceae* (роды *Betila, Alnus*). Последний род представлен в основном видами, близкими к современным, *A.glutinosa* (L.) Gaertn., *A.incana* (L.) Moench. В предгорных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах обитали представители семейств *Fagaceae*, (*Fagus, Quercus*, вновь появившийся *Castanea*), а также *Engelhardia, Platycarya, Zelkova, Celtis, Tilia, Parrotia*, в подлеске — *Corylus, Ilex, Syringa*. В низких предгорьях и береговых лесах снова встречались представители *Magnoliaceae* и единичные экземпляры *Diospyros*. В горных широколиственно-хвойных лесах преобладали различные виды сосны, единичные экземпляры *Ginkgo, Podocarpus, Cedrus, Keteleeria, Larix*. Темнохвойные породы, которые в понте уже образовывали самостоятельные формации, в конце паннона несколько утратили свое значение. Их зона явно сократилась, судя по степени участия темнохвойных пород в составе спектров.

Травяной покров в светлохвойных широколиственных лесах в дакии стал богаче и разнообразнее. На воздымавшихся горах, вероятно, расширился пояс альпийских лугов и лесов. Существование обширных озерно-болотных бассейнов способствовало широкому развитию водных и прибрежно-водных ассоциаций.

Климат позднего паннона, достаточно влажный, стал теплее, чем в понте; вероятно, повысился уровень солнечной радиации, что, возможно,связано с затуханием вулканических процессов между фазами орогенного вулканизма (Сябряй, 1989).

В раннем левантине, или, вернее, на дакий-левантинском этапе развития растительности (время накопления нижнего угленосного горизонта), несколько расширились площади болотных лесов, однако их состав практически не изменился; возможно, несколько сократилось участие *Nyssa*.

В углях найдены устьица эпидермиса стволов представителей *Pinaceae* и *Taxodiaceae*, подобные обнаруженным E. Nagy (1958) в бурых углях Венгрии. Возможно, что эти остатки *Pinaceae* были принесены с окружающих склонов, но не исключено, что в заболоченном лесу произрастали некоторые виды сосны. Следует отметить, что и в современном растительном покрове карпатских болот, например в растительном покрове болота Мшана, принимают участие *Pinus sylvestris* L. и *P. cembra* L.

В это время в составе растительного покрова болот большую роль играли сфагновые мхи, особенно в период образования торфа, исходного материала для образования углей IV рабочего пласта. На болотах мезотрофного типа встречались также многочисленные представители рода *Rhynchospora*. Как и на предыдущем этапе, в это время распространились гигро- и гидрофиты: *Cyperaceae, Potamogeton, Nymphaceae, Trapa, Sparganium, Typha*.

На окраинах болот произрастали *Salix*, немногочисленные *Myrica*, отдельные виды берез (*Betula* cf.*pubescens* Ehrh., *B.* cf.*pumila* L.). Последний по долинам рек и ручьев встречался и несколько выше в горах. Во влажных прибрежных лесах произрастали *Liquidambar, Carya ovata* (Mill.)C.Koch, *Alnus, Salix*, единичные *Magnoliaceae, Aralia* и др.

В целом родовой состав флоры времени накопления нижнего угленосного горизонта левантина не изменился по сравнению с дакием. Некоторые роды древесных были представлены более разнообразно, например род *Tilia* (*T.* cf.*platyphyllos* Scop., *T.* cf.*cordata* Mill., *T.* cf.*tomentosa* Moench.) и род *Betula* (*B.* cf.*pumila*, *B.* cf.*pubescens*); судя по составу остатков (Ильинская, 1968), был чрезвычайно разнообразен род *Acer* (*A. trilobatum* (Sternb.) Heer, *A. subcampestre* Goepp., *A. hungaricum* Andreánszky), очевидно, игравший значительную роль в широколиственных листопадных лесах, в которых, возможно, встречались *Pinus taedaeformis* (Ung.)Heer.

Полученные мною данные свидетельствуют о том, что количество и состав высотных поясов претерпели некоторые изменения. Вероятно, расширились площади, занятые буковыми лесами, в которых произрастали виды, близкие к современным: *Fagus orientalis* Lipsky, *F. japonica* L., *F. sylvatica* L.; последний вид преобладал.

Климат в это время был умеренно теплым, достаточно влажным, что подтверждается наличием в составе лесов *Castanea, Hamamelis, Celtis, Acer.*

В конце раннего левантина проявилась третья фаза орогенного вулканизма (III угольный пласт подстилается и покрывается туфами). Возможно, это было одной из главных причин того, что состав лесных сообществ, существовавших в период оживления вулканизма, явно обеднился. Исчезли такие солнцелюбивые породы, как *Celtis*, а также субтропические породы, такие как *Platanus, Hamamelis, Castanea, Myrica.* В лиственных лесах произрастали лишь виды умеренного пояса, а в хвойных лесах при общем преобладании сосен несколько увеличилось число темнохвойных пород, в частности *Picea*, но исчезла *Keteleeria.* Сообщества более высоких поясов сильнее реагировали на изменения температуры, а состав лесов, приуроченных к низменным заболоченным местообитаниям, существенных изменений не претерпевал. Напротив, количество влаголюбивых, но не требующих высоких температур пород (например, *Pterocarya, Alnus* и даже *Acer*) немного увеличилось. Пышно произрастали заболоченные таксодиевые леса. Очевидно, продукты вулканической деятельности, скапливавшиеся у подножия стратовулканов, обогащали почвы и способствовали развитию растительных сообществ низких поясов, как это происходит в областях развития современного вулканизма [Индонезия, Россия (Камчатка), Италия]. В целом для периода накопления осадков III угленосного рабочего пласта был характерен более прохладный климат по сравнению с климатом предыдущего этапа, особенно в горных местностях с повышенной облачностью. В конце левантина обогатился состав растительных сообществ. Это произошло в период образования II рабочего пласта Ильницы и углей Горбского месторождения. В это время по сравнению с временем накопления III пласта в горных хвойных лесах вновь сокращается количество *Picea* и других темнохвойных, однако их роль остается значительнее, чем в период накопления нижнего угленосного горизонта.

Состав заболоченных лесов почти не изменился; здесь обитали *Taxodium, Nyssa, Osmunda*, единичные *Myrica.* Во влажных долинных лесах усилилась роль *Carya*, разных видов *Liquidambar.* Более разнообразно был представлен и род *Pterocarya.* Вновь появляются *Magnoliaceae, Carpinus, Castanea, Platycarya, Engelhardia*, солнцелюбивый *Celtis.* Расширились площади дубовых лесов, в которых встречались виды, близкие к современным: *Quercus pubescens* Will., *Q. petraea* Liebl., *Q. castaneifolia* C.A.Mey., а также *Fagus.* Снова в значительном количестве появились *Ulmus, Zelkova, Tilia* cf.*platyphyllos, T.* cf.*cordata, T.* cf. *tomentosa*; в кустарниковом ярусе — *Fraxinus, Ligustrum, Syringa, Aralia, Ilex, Moraceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Elaeagnaceae.* В этих лесах был богатый травяной покров. Значительную роль в составе растительного покрова играли буковые леса, в том числе и на Выгорлат-Гутинской гряде. Бук был представлен в основном одним видом — *Fagus sylvatica.*

Для времени формирования пород верхней части угленосного горизонта (I рабочий пласт) характерно новое обеднение растительных сообществ за счет выпадения из их состава макротермных элементов. Доминант болотно-лесных ассоциаций — *Taxodium* постепенно замещался *Alnus*. В долинных и предгорных широколиственных лесах уменьшилась роль более термофильных пород (*Platycarya, Pterocarya, Castanea*), исчезли *Platanus, Hamamelis*. В то же время значительно увеличилось участие родов *Betula* и *Carpinus*. Последний род, как и род *Tilia*, представлен 3 вышеназванными видами. В горных хвойных лесах несколько повысилась роль *Picea* и *Abies*. На более высоких уровнях гор произрастали лиственницы, единичные экземпляры *Ginkgo* и *Podocarpus. Tsuga* и кедр постепенно исчезают из растительных сообществ.

В целом в составе растительного покрова Украинских Карпат в позднем левантине очень четко выделяется несколько групп элементов (Pacltová, 1963), которые по своему составу и количественному участию очень хорошо характеризуют растительность этого последнего этапа. В позднем левантине еще много реверских элементов (Pacltová, 1963) (*Cryptomeria, Sequoia, Taxodium, Sciadopitys, Nyssa, Liquidambar, Cedrus, Zelkova*), которые исчезли в эоплейстоцене в связи с претегеленским похолоданием; группа тегеленских (Pacltová, 1963), которая объединилась в результате гюнцкого похолодания (*Pinus* ex subgen. *Haploxylon, Tsuga, Carya, Pterocarya, Castanea*); резко расширившаяся группа четвертичных элементов (до 70%), которые пережили плейстоценовые оледенения (*Picea, Abies, Pinus sylvestris, Betula, Corylus, Alnus, Carpinus, Quercus, Fagus, Salix, Ulmus, Tilia*). Именно они существовали в течение всего голоцена и сыграли главную роль в формировании современной флоры и растительности Украинских Карпат.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буров В.С., Шеремета В.Г. О лагунных и континентальных отложениях сарматского возраста вблизи с. Верхний Раковец в Закарпатье // Геол. сб. Львовск. геол. о-ва. Львов: Изд-во Львовск. гос. ун-та, 1954. Вып. 4. С. 178—182. — *Водопьян Н.С.* Діатомові водорості з пліоценових відкладів Закарпаття // Укр. бот. журн. 1979. Т. 35. № 2. С. 141—146. — *Ильинская И.А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 122 с. — *Малеев Е.Ф.* Неогеновый вулканизм Закарпатья. М.: Наука, 1964. 250 с. — *Рыбакова Н.О.* Новые данные о стратиграфическом положении Ильницкой свиты в Закарпатье // ДАН СССР. 1966. Т. 169. № 4. С. 922—924. — *Сябряй В.Т., Левитский Б.П., Сябряй С.В., Емец Т.П.* Вещественный и спорово-пыльцевой состав угленосных формаций геосинклинальной части УССР. Киев: Наукова думка, 1969. 203 с. — *Сябряй С.В.* Палінологічне дослідження бурого вугілля Ільницкого родовища в Закарпатті // Укр.бот.журн. 1967. Т. 24. № 4. С. 85—91. — *Сябряй С.В.* Флористична характеристика паннонських відкладів Чоп-Мукачівської западини // Укр. бот. журн. 1969. Т. 26. № 5. С. 48—53. — *Сябряй С.В.* Паннонская флора Закарпатья и ее возраст // Палеонтол. сб. Львов: Вища школа, 1970. № 7. С. 81—86. — *Сябряй С.В.* Флористична характеристика паннонських відкладів Солотвинської западини. I. Потік Ігнатовський // Укр. бот. журн. 1975а. Т. 32. № 1. С. 71—74. — *Сябряй С.В.* Характеристика флоры и растительности левантинского времени Закарпатья // Флора. Систематика и филогенез растений. Киев, 1975б. С. 279—288. — *Сябряй С.В.* О связях умеренной флоры, растительности и климата Украинских Карпат с проявлением орогенного вулканизма // Палинологические таксоны в биостратиграфии. Саратов: Изд-во Саратовск. гос. ун-та, 1989. С. 109—114. — *Сябряй С.В., Щекина Н.А.* История развития растительного покрова Украины в миоцене. Киев: Наукова думка, 1983. 172 с. — *Шеремета В.Г.* Стратіграфія пліоценових відкладів Закарпаття по фауні остракод // Питання геології. Львів: Вид-во ЛДУ, 1958. Т. 18. Вип. 9. С. 70—87. — *Nagy E.* Palynologische Unterzushung am der Fusse des Matra-Gebiges gelagerten Oberpannonischen Braunkohle // Magy. allami földt. intéz. evi jelent. 1958. Bd 47. H. 1. S. 145—294. — *Pacltová B.* Palynologická charakteristika ledeneckého souvrtví (svrchní pliocén) v Třeboňské pánvi v južnich Čechach // Sb. geol. věd. P. 1963. H. 2. S. 7—57. — *Planderová E.* Roznámky k vývoju flóry a ku Klimatickým zmiemám v Neogéne na Slovensku // Geol..

pr. 1962. Roc. 63. S. 147—156. — *Pop E.* Flora pliocenica de la Borsec. Cluj: Ed. Univ., 1936. 136 p. — *Schimper A.* Plant geography upon physiological basis. Oxford: Clarendon Press, 1903. 840 p. — *Ţicleanu N., Huică J., Ţicleanu M.* Contributions a la connaissance de la Flora Pliocene de la Romanie. La Flora Daciene de Dedoviţa (ol. de Mehedinţi) // Dări seamă sedintel. Paris, 1981. Vol. 66. P. 127—143.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины
Киев

Получено 18 VI 1991

УДК 581.324:581.524.42

Л.К. Гогичаишвили

К ИСТОРИИ АРИДНЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ В ГОЛОЦЕНЕ

L.K. GOGICHAYSHVILI. ON THE HISTORY OF ARID FORESTS OF THE EASTERN GEORGIA IN HOLOCENE

Приведены результаты палинологического исследования осадочных пород голоценового возраста с целью восстановления основных этапов развития аридных лесов Восточной Грузии.

Аридные редколесья Восточной Грузии, как известно, подразделяются на лиственные и хвойные. Среди лиственных формаций выделяются фисташники (*Pistacia mutica* Fisch.et Mey.), каркасники (*Celtis caucasica* Willd.) и грушевники (*Pyrus salicifolia* Pall., *Pyrus georgica* Kuth. и др.). Хвойные формации в основном представлены арчевниками (*Juniperus oblonga* Bieb., *J.polycarpos* C.Koch., *J.foetidissima* Willd.).

В Грузии наиболее распространены фисташковые редколесья. Фисташники встречаются в Вашлованском заповеднике, в урочищах Лекисцкали, Бугат-Моедани, Пантишара, Кашеби (Шираки), в ущельях Махарис-Хеви, Шио-Мгвиме, Сагубулосхеви, Сцорехеви, Зангилосхеви. Каркасники распространены в урочищах Олесмта-Лекисцкали (Шираки), на правом берегу р. Алазани в урочище Кашеби, на горных склонах Шакриани в Кварельском р-не и на водоразделе между Курой и Машаверой. Грушевники описаны в урочищах Кашеби близ ущелья Нависцкали. Дериваты всех перечисленных формаций встречаются в урочище Зилинча, а также в окр.пос. Элдари Цителцкаройского р-на.

Можжевельники имеют в настоящее время разорванный ареал. Так, в Грузии они встречаются в окрестностях городов Мцхета, Тбилиси и поселков Шираки, Элдари, а также в степных и полустепных районах Восточной Грузии (Кецховели, 1959; Гулисашвили, 1964; Сванидзе, 1964; Долуханов, 1966). Значительное распространение можжевельники имеют на востоке Армении и в Азербайджане, но и здесь их ареал разобщен (Прилипко, 1950). Кроме того, можжевельники встречаются в районе городов Анапа, Новороссийск (Малеев, 1933; Поварницын, 1940).

Фисташковые и арчевые редколесья часто граничат с предгорными дубовыми лесами. Такая картина наблюдается на склонах южной экспозиции Саркинетского хр., на Армазском хр., в Карсанском ущелье и в ряде других районов.

На основании палинологического анализа мы попытались восстановить основные этапы развития аридных лесов Грузии, их флористический состав, а также закономерности взаимоотношения с другими типами лесов и воздействия на них человека.

Материалом для палинологического анализа послужили пробы озерных, озерноаллювиальных и аллювиальных толщ осадков, отобранных в долине р. Куры, в частности около пос. Шио-Мгвиме (Шида Картли), а также с.Цопи (Квемо Картли). Современный растительный покров как в окр. Шио-Мгвиме, так и в окр. Цопи сильно изменился в результате активной деятельности человека.

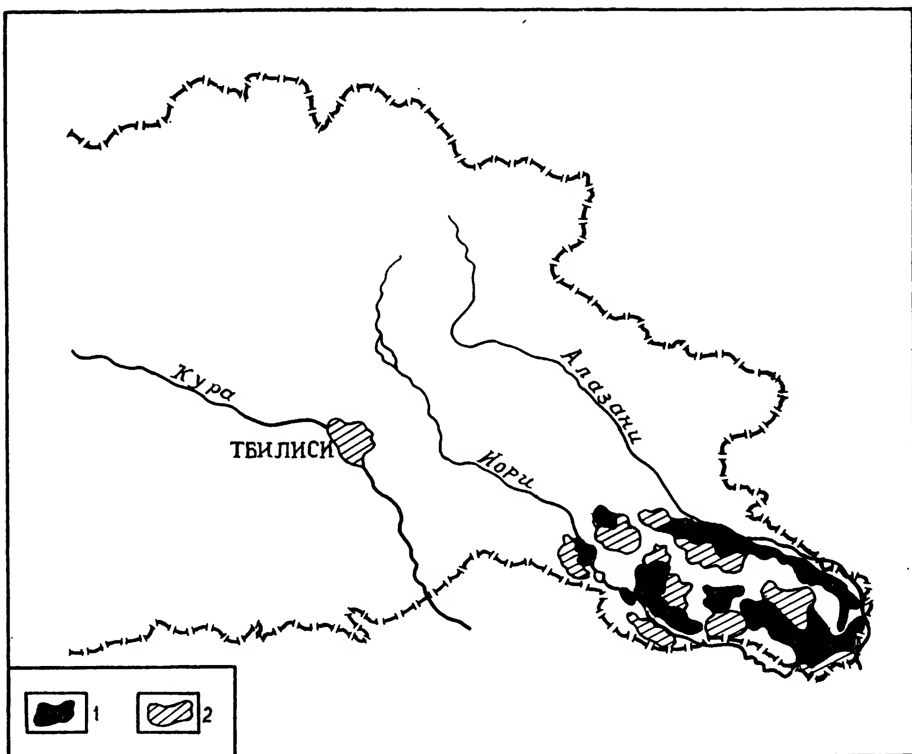


Рис. 1. Современные (*1*) и среднеголоценовые (*2*) ареалы аридных лесов Восточной Грузии.

Вблизи пос. Шио-Мгвиме изучен разрез озерных и озерно-аллювиальных отложений мощностью 6.65 м. Полученный палинологический материал позволил восстановить отдельные этапы развития лесной растительности в период голоцена на данной территории. Особое внимание при этом обращалось на пыльцу растений — ценозообразователей аридных лесов, и прежде всего можжевельника, которая наблюдалась в образцах по всему разрезу. В слоях, соответствующих раннему голоцену, доля пыльцы можжевельника достигла 15%. В начале среднего голоцена этот процент значительно уменьшился (2%). В среднем голоцене, особенно в атлантическое время, содержание пыльцы можжевельника достигло 20% (максимум), а к концу этого периода вновь значительно уменьшилось и составило лишь 5%. Другой максимум пыльцы можжевельника наблюдается в спектрах позднеголоценового времени. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что можжевельники в окрестностях современного Шио-Мгвиме значительно расширили свой ареал в атлантическое время и в начале позднего голоцена.

Какую роль играла фисташка в ценозах этой территории? В первую очередь надо отметить, что пыльца фисташки представлена в спектрах вдвое меньшим количеством по сравнению с пыльцой можжевельника. Однако процентное содержание пыльцы фисташки увеличилось в начале среднего голоцена. В позднем голоцене небольшой ареал этого ценного растения все еще сохранялся, но во второй половине позднего голоцена фисташка здесь, вероятно, почти не встречалась. Ее пыльца полностью выпала из состава спектров этого периода.

На рис. 1 показаны ареалы аридных лесов Восточной Грузии в среднем голоцене на фоне современного распространения фрагментов этих лесов. Ясно прослеживается тенденция к расширению площади аридных лесов в среднем голоцене, в особенности на территории между реками Иори и Алазани.

Для восстановления общей картины растительного покрова был проведен таксономический анализ спектров ископаемых пыльцевых зерен. Во всех исследованных пробах присутствует пыльца сосны, составляющая в раннем голоцене 22% (максимум), в позднем 7% (минимум). Пыльца дуба *Quercus iberica* Stev. встречается по всему разрезу, что указывает на широкое распространение этого вида в голоцене. Высокий процент пыльцы (25%) сохраняется у граба *Carpinus caucasica* L. как в раннем, так в среднем голоцене, только в позднем уменьшается до 10% по сравнению с процентом пыльцы у грабинника. В пыльцевых спектрах в малом процентном соотношении (5%) встречаются представители пойменных лесов (*Quercus pedunculiflora* C. Koch., *Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow.).

Анализируя полученный материал, можно заключить, что в раннем голоцене предгорья изученной территории были покрыты грабово-дубовыми лесами, в которых преобладал граб. Незначительная часть территории была занята фрагментами аридных лесов из можжевельника и сосны *Pinus eldarica* Medw.; что касается бука, то, судя по нашим данным, в раннем голоцене в предгорьях этого района *Fagus orientalis* L. не был распространен, его ареал уже тогда находился на более высоких гипсометрических уровнях.

Вторая половина голоцена характеризуется незначительным сокращением ареала грабово-дубовых лесов. Небольшие площади занимали в это время и аридные леса.

В начале среднего голоцена увеличиваются площади аридных лесов с участием злаков в напочвенном покрове. В оптимальные фазы среднего голоцена отчетливо прослеживается следующая картина распределения растительности: более высокие пояса гор занимали грабово-дубовые леса, нижние — леса аридного типа, а придолинные части данной территории были заняты пойменными лесами.

В позднем голоцене, особенно в его начале, площади пойменных лесов увеличиваются, тогда как площади аридных лесов сокращаются. Грабово-дубовые леса все еще широко распространены в предгорьях. Однако во второй половине позднего голоцена их площади сокращаются. Обедняется и состав аридных лесов: практически выпадают каркас и фисташка. Сохранялись, вероятно, лишь отдельные их экземпляры, о чем свидетельствует полученный пыльцевой спектр. В растительном покрове возрастает участие можжевельника.

Как было упомянуто, в окр. с. Цопи изучен ряд разрезов, спорово-пыльцевые спектры которых указывают на существование в то время безлесных открытых ландшафтов. Однако здесь были распространены и леса, а также редколесья из фисташки.

Палинологические данные свидетельствуют о расширении ареала фисташковых редколесий в начале среднего голоцена. В более поздние периоды голоцена основными растительными формациями на данной территории оставались травяно-кустарниковые сообщества. Состав пыльцы травянистых растений очень богат. Особенно высокий процент у злаков, маревых, сложноцветных. Сравнительно меньше встречается пыльцы зонтичных, гвоздичных, лютиковых.

Сравнивая ископаемые пыльцевые спектры голоценового возраста из районов Шида Картли и Квемо Картли, замечаем отчетливую тенденцию расширения ареала аридных лесов в первой половине среднего голоцена. В Шида Картли аридные леса составляли 40, а в Квемо Картли — 58% (рис. 2, *а, б*). Как видно из гистограмм, в Квемо Картли аридные леса занимали более обширные территории. В конце среднего голоцена ареалы аридных лесов значительно сократились как в Шида Картли, так и в Квемо Картли (рис. 3, *а, б*). Нельзя не отметить тот факт, что в Квемо Картли процесс сокращения ареала аридных лесов происходил интенсивнее. Причину в обоих случаях надо искать в антропогенном факторе воздействия на природу. Например, в Квемо Картли, где человек вел оседлый образ жизни, строил жилища, активно занимался земледелием (Чубинишвили др., 1984), аридные леса уже в конце среднего голоцена были распространены фрагментарно. Освоение территории Квемо Картли человеком было обусловлено холмистым рельефом, сильной гидрологической артерией и благоприятным климатом. В Шида Картли, особенно в окр. Шио-Мгвиме, где рельеф не способствовал широкому заселению, аридные арчевые леса сохранились и занимают более обширные площади.

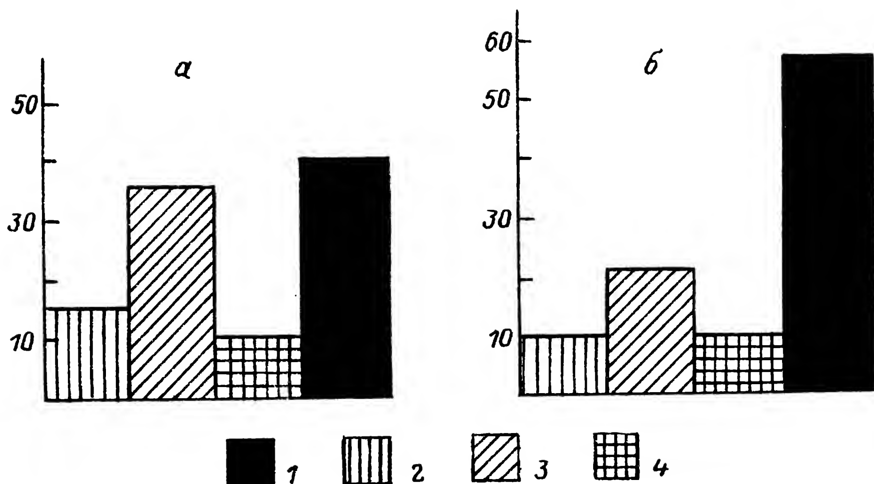


Рис. 2. Соотношение основных типов лесов в первой половине среднего голоцена (по палинологическим данным).

а — окр. Шио-Мгвиме (Шида Картли), *б* — окр. Цопи (Квемо Картли). *1* — аридные редколесья, *2* — пойменные леса, *3* — предгорные леса, *4* — равнинные леса. По оси ординат — %.

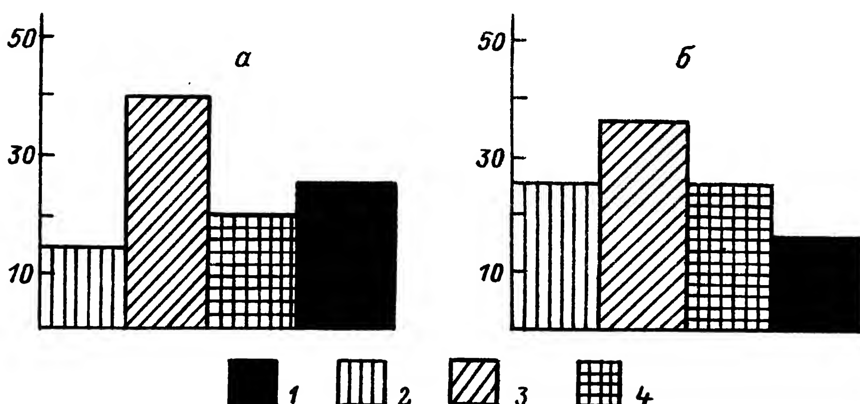


Рис. 3. Соотношение основных типов лесов в конце среднего голоцена (по палинологическим данным).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Таким образом, можно заключить, что в прошлом аридные редколесья занимали большие площади и были одним из ведущих компонентов в фитоландшафтах засушливых районов Восточного Закавказья. Сокращение (уничтожение) аридных лесов связано с активной деятельностью человека. В конце среднего и в начале позднего голоцена сильному сокращению аридных лесов способствовали также ухудшение условий местообитания, засушливость климата, изменение базиса эрозии. В связи с этим часть фисташково-арчевых редколесий замещалась фисташковыми. Согласно полученному палинологическому материалу, в Восточной Грузии параллельно развивались ксерофильные и мезофильные леса, одинаково древние в лесной растительности Кавказа. В местах контакта различных типов лесов — предгорных широколиственных и аридных ксерофильных редколесий — они находятся в тесном взаимодействии, и при малейшем изменении внешней среды происходит соответствующая смена формаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гулисашвили В.З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М.: Наука, 1964. 327 с. — *Долуханов А.Г.* Растительный покров Кавказа // Кавказ. М.: Наука, 1966. С. 223—251. — *Кецховели Н.Н.* Природные зоны Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1959. 439 с. — *Малеев В.П.* Можжевеловый лес на мысе Мартьян в Южном Крыму // Бот.журн. 1933. Т. 18. № 3-4. С. 83—89. — *Поварницын В.А.* Типы лесов Черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой // Тр. БИН АН СССР. М., 1940. Сер. III. Вып. 4. С. 633—709. — *Прилипко Л.Н.* Фисташниково-арчевые редколесья Боздага в Азербайджане // Тр. Ин-та ботаники АН АзССР. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950. Т. 15. С. 148—167. — *Сванидзе М.А.* Типы светлых лесов Восточной Грузии // Сообщ. АН ГССР. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1964. Т. 33. № 1. С. 197—204. — *Чубинишвили Т.Н., Абдушелишвили М.Г., Векуа А.К., Гогичаишвили Л.К., Горгидзе А.Д., Джанелидзе Г.П., Коробкова Г.Ф., Лисицына Г.Н., Мардалеишвили Р.К., Русишвили Н.Ш., Циума В.И., Челидзе Л.М., Эсакия К.М., Янушевич З.В.* Человек и окружающая его среда. Тбилиси: Мецниереба, 1984. 170 с.

Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси

Получено 18 VI 1991

УДК 582.662:581.526.53.551.794(477)

Л.Г.Безусько, А.В.Костылев, Ю.Р.Шеляг-Сосонко

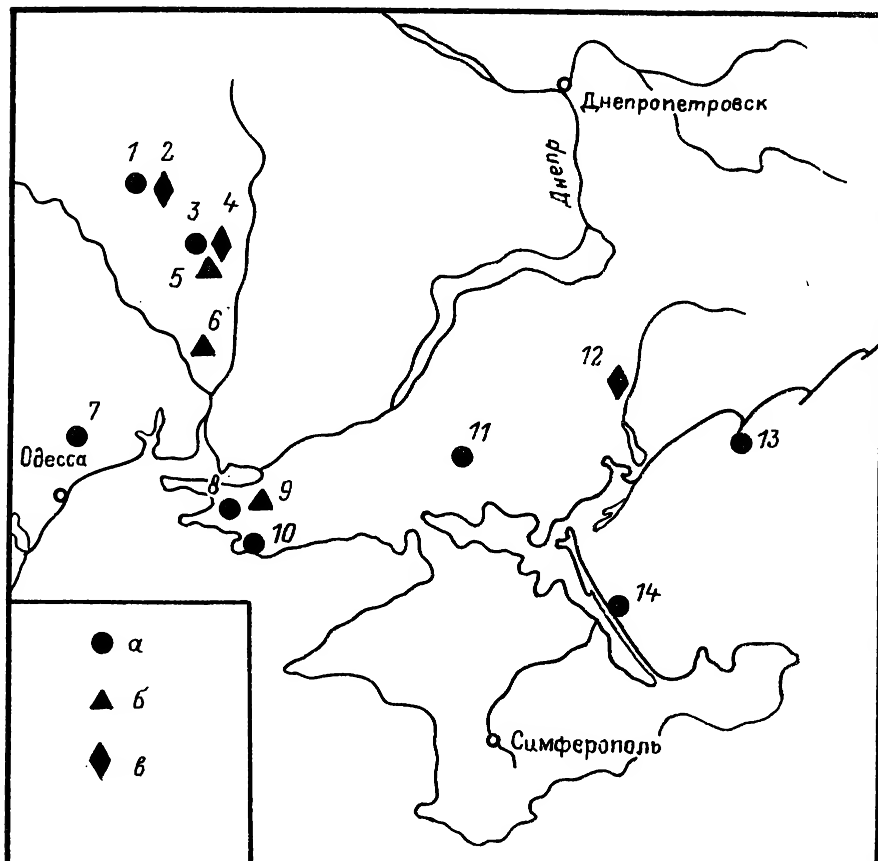
МАРЕВЫЕ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ В ГОЛОЦЕНЕ

L.G.BEZUSKO, A.V.KOSTYLEV, Yu.R.SCHELYAG-SOSONKO. THE *CHENOPODIACEAE* OF THE STEPPE ZONE OF THE UKRAINE IN HOLOCENE

Впервые по палинологическим данным установлен состав маревых в голоценовой флоре Украины. В поверхностных пробах почв и в отложениях голоцена определено 23 вида и 16 родов, что позволило провести экологический анализ этого семейства.

Современный этап в изучении четвертичного периода характеризуется внедрением в практику спорово-пыльцевого анализа определений пыльцы и спор до ранга рода и вида. Становление и достижения флористического направления неразрывно связаны с результатами и уровнем изучения морфологии пыльцы и спор современных растений. При реконструкциях характера изменений растительного покрова Украины в позднеледниковье и в голоцене большое значение имеют данные о семействе маревых. Идентификации фоссильной пыльцы представителей сем. *Chenopodiaceae* Juss. в значительной мере способствуют как наличие специального определителя (Моносзон, 1973а), так и частая встречаемость, а также хорошая сохранность пыльцевых зерен в ископаемом состоянии. Следует подчеркнуть, что к числу первоочередных задач, стоящих в настоящее время перед палинологией плейстоцена и голоцена, относится восстановление основных этапов формирования степной флоры и растительности. Эта проблема приобретает актуальность и особую значимость для Украины, 40% территории которой занято степной зоной (Лавренко, 1981; Гричук, 1985; и др.).

Нами был проведен спорово-пыльцевой анализ поверхностных проб почв, отобранных на территории правобережной (Еланецкий заказник, склоны Куяльницкого лимана, заказник «Рацинская дача») и левобережной (заповедник «Аскания Нова», Черноморский заповедник, Арабатская стрелка) частей степной зоны. Изучались также отложения голоцена почвенных разрезов и болот степной зоны (Еланец-1, Еланец-2, Рацинская дача, Власиха, Троицкое и Каменная Могила) (см. рисунок).



Местоположения точек отбора образцов для спорово-пыльцевого анализа.

1, 2 — Рацинская дача; *3—5* — Еланецкий заказник; *6* — болото Троицкое; *7* — Куяльницкий лиман; *8, 10* — Черноморский заповедник; *9* — болото Власиха; *11* — Аскания-Нова; *12* — Каменная Могила; *13* — коса Обиточная; *14* — коса Арабатская. *а* — поверхностные пробы, *б* — болото, *в* — почвенные разрезы.

Необходимо отметить, что отложения черноземных почв являются хорошим объектом для палинологических исследований. Их спорово-пыльцевые спектры в достаточной степени информативны: с их помощью можно освещать вопросы истории развития флоры и растительности степей в прошлом (Исаева-Петрова, 1983). Это перспективно еще и потому, что данные, полученные на основе анализа почвенных отложений, полнее отражают общие черты растительного покрова степной зоны и по сравнению с таковыми из болотных отложений не перегружены информацией локального характера.

Для отложений разрезов Еланец-1, Рацинская дача, Каменная Могила, болот Власиха и Троицкое получены палинологические характеристики осадков раннего (бореальный период — ВО), среднего (атлантический период — АТ, суббореальный — SB), и позднего (субатлантический период — SA) голоцена. Используя работу М.Х. Моносзон (1973б) и коллекцию эталонных препаратов лаборатории палеоботаники Института ботаники им.Н.Г.Холодного, часть пыльцы хорошей сохранности удалось определить до ранга вида. При этом также привлекались данные по морфологии пыльцы семейства маревых, имеющиеся в других работах (Erdtman, 1943; Куприянова, Алешина, 1972; Moore, Webb, 1983; и др.). В результате в поверхностных пробах почв степной зоны Украины удалось установить 16 родов семейства маревых (*Atriplex* L., *Bassia* All., *Beta* L., *Camphorosma* L., *Ceratocarpus* L., *Ceratoides*

Gagnebin, *Chenopodium* L., *Coryspermum* L., *Halimione* Aell., *Halocnemum* Bieb., *Kochia* Roth., *Petrosimonia* Bunge, *Polycnemum* L., *Salicornia* L., *Salsola* L., *Suaeda* Forssk. ex Scop.) и 34 вида (*Atriplex nitens* Schkuhr., *A. oblongifolia* Waldst. et Kit., *A. patula* L., *A. tatarica* L., *Bassia hirsuta* (L.) Aschers., *B. hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze, *B. sedoides* (Pall.) Aschers., *Beta vulgaris* L., *Camphorosma monspeliaca* L., *Ceratocarpus arenarius* L., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., *Chenopodium album* L., *C. aristatum* L., *C. botryoides* Smith., *C. botrys* L., *C. foliosum* Aschers., *C. glaucum* L., *C. polyspermum* L., *C. suecicum* J. Murr., *C. urbicum* L., *C. vulvaria* L., *Coryspermum hyssopifolium* L., *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borb., *K. prostrata* (L.) Schrad., *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *P. oppositifolia* (Pall.) Litv., *Polycnemum minus* Kitt., *Salicornia europaea* L., *Salsola australis* L., *S. soda* L., *Suaeda confusa* Iljin, *S. prostrata* Pall.).

В степной зоне Украины маревые представлены 18 родами и 75 видами (Черепанов, 1981; Определитель..., 1987). Анализ данных, полученных по ископаемым маревым, свидетельствует о том, что в составе спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб почв принимает участие 89% современного родового и 45.3% видового состава маревых.

Как нами установлено, маревые степной зоны Украины в голоцене были представлены 10 родами (*Bassia, Ceratocarpus, Ceratoides, Chenopodium, Corispermum, Halimione, Halocnemum, Kochia, Salicornia, Salsola*) и 17 видами (*Bassia sedoides, Ceratocarpus arenarius, Ceratoides papposa, Chenopodium album, C. botryoides, C.botrys, C. glaucum, C. polyspermum, C. suecicum, C. vulvaria, Coryspermum hyssopifolium, Halimione verrucifera, Halocnemum strobilaceum, Kochia prostrata, Salicornia europaea, Salsola australis, Suaeda prostrata*). В составе голоценовой флоры на территории правобережной части степной зоны (Пашкевич, 1976) встречены следующие представители маревых: *Halimione verrucifera, Salicornia europaea, Suaeda prostrata*. О составе маревых завершающих этапов позднеледниковья (DR-3)—начала голоцена (PB) свидетельствуют результаты спорово-пыльцевого анализа отложений почвенного разреза Белолесье, расположенного также на территории правобе- режной части степной зоны (Пашкевич, 1981). Маревые здесь представлены 8 родами (*Atriplex, Ceratoides, Chenopodium, Corispermum, Halimione, Kochia, Petrosimonia, Salicornia*) и 13 видами (*Atriplex nitens, A. patula, A. tatarica, Ceratoides papposa, Corispermum hyssopifolium, Chenopodium botrys, C. glaucum, C. polyspermum, C. urbicum, Halimione verrucifera, Kochia prostrata, Petrosimonia brachiata, Salicornia europaea).* Таким образом, в спорово-пыльцевых комплексах из отложений поздне-послеледниковья степной зоны Украины определена пыльца 13 родов и 23 видов маревых. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что в ископаемом состоянии встречено 72.2% обитающих на исследуемой территории родов и 30.6% видов маревых. Следовательно, можно заключить, что в ископаемой флоре более полно отражен родовой состав маревых. Особо следует подчеркнуть, что в ископаемом состоянии наибольшее видовое разнообразие выявлено для самых представительных в настоящее время родов — *Chenopodium* и *Atriplex*. Полученные нами данные позволяют с уверенностью говорить об их репрезентативности для степной зоны. Большой интерес представляет сравнение наших данных о составе маревых в голоцене степной зоны Украины с материалами В.А.Вронского (1988). При восстановлении палеогеографических условий побережья Азовского моря в голоцене им установлено 24 вида 11 родов маревых. Изменения состава маревых, имевшие место в позднем голоцене на территории Приазовья и степной зоны Украины в целом, связаны с увеличением роли ценозообразователей ксерофитных и галофитных растительных сообществ. Таким образом, полученные данные по таксономическому составу ископаемых маревых исследованных регионов свидетельствуют об общей тенденции ксерофитизации степной флоры в позднем голоцене. Вероятно,такая тенденция обусловлена как действием климатических факторов, так и возрастающим влиянием на природный растительный покров хозяйственной деятельности человека.

Дальнейшая детализация сведений о таксономическом составе маревых в голоцене степной зоны Украины находится в тесной взаимосвязи с продолжением исследо-

ваний по определению пыльцы представителей маревых до уровня рода и вида. Наличие таких палинологических материалов закономерно расширяет возможности их последующей интерпретации, позволяет на качественно новом уровне оценивать изменения во флоре прошлого. Проведенный нами экологический анализ состава видов и родов маревых, установленных в поверхностных пробах почв и в отложениях голоцена степной зоны Украины, позволил сделать вывод о принадлежности представителей семейства маревых к следующим экологическим группам.

1. Мезофиты (*Atriplex oblongifolia, Beta vulgaris, Chenopodium album, C. botrys, C. suecicum, C.urbicum, C. vulvaria*).

2. Ксеромезофиты и мезоксерофиты (*Atriplex patula, Chenopodium foliosum, C. glaucum, C. rubrum, Polycnemum arvense, Salsola australis*).

3. Псаммофиты (*Chenopodium aristatum, C. polyspermum, Corispermum hyssopifolium, Kochia laniflora*).

4. Ксерогалофиты (*Atriplex nitens, Bassia hirsuta, B. hyssopifolium, B. sedoides, Ceratocarpus arenarius, Ceratoides papposa, Kochia prostrata*).

5.Галофиты (*Atriplex tatarica, Camphorosma monspeliacum, Chenopodium botryoides, Halimione verrucifera, Halocnemum strobilaceum, Petrosimonia brahiata, P. oppositifolia, Salicornia europaea, Salsola soda, Suaeda confusa, S. prostrata*).

Как известно, определенные виды этого семейства являются хорошими индикаторами почвенно-грунтовых условий (Моносзон, 1973а,1985; и др.): *Halocnemum strobilaceum, Salicornia europaea.* При этом часть из них (рудеральные *Atriplex nitens, Chenopodium album* и др.) указывает на хозяйственную деятельность человека. Полученные нами данные свидетельствуют о наличии на исследуемой территории в голоцене несформировавшихся или нарушенных почв, занятых пионерными группировками с преобладанием *Chenopodium album, C. botrys, C. glaucum* и др. Широкое распространение имели галофитные (*Atriplex tatarica, Halimione verrucifera, Petrosimonia brachiata, Salicornia europaea*) и ксерогалофитные (*Atriplex nitens, Ceratoides papposa, Kochia prostrata, Suaeda prostrata*) сообщества. Произрастание *Salicorna europaea* приурочено, как правило, к мокрым солончакам с неглубоким залеганием сильно минерализованных грунтовых вод (Моносзон, 1973а). Пески были заняты сообществами из *Chenopodium polyspermum* и *Corispermum hyssopifolium*. Начиная с суббореального периода голоцена, и особенно в субатлантическом периоде, встречаемость пыльцы маревых в составе спорово-пыльцевых спектров служит показателем все возрастающего влияния хозяйственной деятельности человека. На деградацию травянистой растительности под влиянием выпаса указывает *Ceratocarpus arenarius.* Места с нарушенным почвенным покровом заняли растительные сообщества, в составе которых заметную роль стали играть представители рудеральной растительности: *Chenopodium album, C. glaucum, C. vulvaria* и др. Из сорных видов, встречающихся в посевах, можно отметить *Chenopodium botrys, Polycnemum arvense.* Некоторые культурные виды также встречаются в составе спорово-пыльцевых спектров (*Beta vulgaris* и др.).

В заключение необходимо подчеркнуть, что полученные данные о составе маревых в голоцене на территории Украины и анализ имеющейся по этой проблеме литературы (Моносзон, 1973а, б, 1985; Пашкевич, 1976,1981; Исаева-Петрова, 1983; и др.) свидетельствуют о необходимости и перспективности определений пыльцы представителей этого семейства при палинологических исследованиях. При этом высокое процентное содержание в палинологических спектрах пыльцы *Chenopodiaceae* нельзя однозначно трактовать только как показатель широкого распространения в различные периоды плейстоцена и голоцена злаково-маревых, злаково-полынно-маревых ценозов. В большинстве случаев, на наш взгляд, это свидетельствует о наличии нарушенных естественным путем или в результате воздействия человека грунтов и засоленных почв. Участие же маревых в составе зональных типов растительности голоцена было сравнительно невелико и, вероятно, сопоставимо с их участием в современных растительных сообществах этих же зональных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вронский В.А. Палеогеография Азовского моря в голоцене (по палинологическим данным) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1988. № 2. С. 5—24. — *Гричук В.П.* Итоги изучения истории флоры и растительности на территории СССР и задачи дальнейших работ // Палинология четвертичного периода. М.: Наука, 1985. С. 5—24. — *Исаева-Петрова Л.И.* Информативность спорово-пыльцевых спектров почвенных разрезов // Палинологические исследования для стратиграфии. Тр. Зап.-Сиб. НИГРИ. 1983. Вып. 179. С. 123—129. — *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с. — *Лавренко Е.М.* О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 313—327. — *Моносзон М.Х.* Методические предпосылки индикационной палеофлористики // Методические вопросы палинологии. Тр. III. Междунар. палинолог. конф. М.: Наука, 1973а. С. 20—26. — *Моносзон М.Х.* Определитель пыльцы видов семейства маревых. М.: Наука, 1973б. 94 с. — *Моносзон М.Х.* Флора маревых в плейстоценовых отложениях европейской территории СССР // Палинология четвертичного периода. М.: Наука, 1985. С. 25—44. — *Определитель* высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. 548 с. — *Пашкевич Г.А.* Спорово-пилкові комплекси стоянки біля с. Мирного // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 2. С. 153—155. — *Пашкевич Г.А.* Динамика растительного покрова Северо-Западного Причерноморья в голоцене, его изменения под влиянием человека // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 74—86. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltman, Mass., USA, 1943. 239 p. — *Moore P.D., Webb J.A.* An illustrated guide to pollen analysis. London; Sydney; Auckland; Toronto, 1983. 133 p.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины
Киев

Получено 18 VI 1991

УДК 551.79 (476-13)

В.П. Зерницкая

ПЫЛЬЦА *QUERCUS* (*FAGACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЫХ И ГОЛОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БЕЛАРУСИ

V.P.ZERNITSKAYA. THE POLLEN OF *QUERCUS* (*FAGACEAE*) FROM THE UPPER GLACIAL AND HOLOCENE DEPOSITS OF BYELORUS

Приведены описания пыльцы 3 видов дуба (*Quercus robur, Q. pubescens, Q. petraea*), выявленной в отложениях позднеледникового и голоценового возраста на территории Беларуси. В процессе палинологических исследований прослежена динамика развития вышеназванных видов в указанном временнóм интервале.

Изучение ископаемых пыльцы и спор является важной составной частью палеофлористических, палеоэкологических, стратиграфических и палеогеографических работ. Без детализации видового состава спорово-пыльцевых спектров такого рода исследования не могут быть полными. Основными диагностическими признаками при видовых определениях служат строение апертур, форма и размер пыльцевого зерна, поверхность экзины и т.д. Вместе с тем, как указывает ряд исследователей (Гричук, Заклинская, 1948; Erdtman, 1952; Сладков, 1962; Моносзон, 1964), размеры пыльцевого зерна даже у одного вида могут существенно различаться. Значительные успехи в изучении морфологии пыльцы были достигнуты с появлением растрового сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), позволяющего детально изу-

чать скульптуру пыльцевых зерен, являющуюся одним из основных признаков для определения вида. Применение СЭМ при изучении ископаемой пыльцы позволило установить сохранность ее скульптурных элементов в результате длительной фоссилизации (Моносзон, 1975; Сурова, 1975), а также определить видовую принадлежность пыльцы и спор.

В процессе споро-пыльцевого анализа позднеледниковых и голоценовых отложений Беларуси (Зерницкая, 1985, 1986, 1989) мною были проведены видовые определения пыльцы дуба как самого надежного эдификатора широколиственных лесов. Используя световой (СМ) и электронный сканирующий микроскопы, удалось определить пыльцу 3 видов дуба. Для их диагностики использовались характерные признаки пыльцы аналогичных современных видов (Faegri, Iversen, 1950; Моносзон, 1954, 1961, 1964, 1975; Praglowski, 1962; Erdtman et al., 1963; Куприянова, Алешина, 1972; Smit, 1973; Сурова, 1975; Nilsson et al., 1977).

Форма пыльцевого зерна определялась согласно классификации G. Erdtman (1952), а описание поверхности зерен — по Н.Р. Мейер-Меликян (1987).

Quercus robur L. — Дуб черешчатый (табл. I, *1—6*)

Пыльцевые зерна 3-бороздные, продолговато-сфероидальные, в экваториальном положении от продолговато-сфероидальных до эллипсоидальных, в полярном — округло-треугольные. P=28—32 мкм, E=26—28 мкм, P/E=1.13.[1] Борозды узкие, глубокие, 25—30 мкм дл., на экваторе часто расширенные. Апокольпиум 14—18 мкм, мезокольпиум 18—20 мкм. Скульптура пыльцевых зерен на СМ разнозернистая, зерна неправильной формы. На СЭМ поверхность пыльцы зернистая. Крупные зерна имеют выпуклую изодиаметрическую форму, 0.5—1 мкм в диам., 0.5—0.8 мкм выс. Их поверхность усложнена вторичными слабо заметными выростами. Зерна расположены как по отдельности, так и хаотическими группами. Между плотными зернами просматриваются углубления разнообразной формы, в среднем 0.1 мкм в диам.

Quercus pubescens Willd. — Дуб пушистый (табл. I, *7—12*)

Пыльцевые зерна 3-бороздные, почти сфероидальные, в очертании с экватора от округлых, слегка продолговато-сфероидальных до сплющенно-сфероидальных, с полюса — треугольно-округлые. P=25—30 мкм, E=26—31 мкм, P/E=0.96. Борозды узкие, глубокие, 20—22 мкм дл., на экваторе расширенные. Апокольпиум 10—18 мкм, мезокольпиум 16—20 мкм. Скульптура на СМ округло-зернистая, при слиянии зерен образуются неясные извилины. На СЭМ поверхность спородермы 2—3 уровней зернистости. Крупные зерна изодиаметрической формы, 0.5—0.8 мкм в диам., 0.8—0.9 мкм выс., поверхность их усложнена хорошо заметными выростами. Зерна расположены относительно равномерно, между ними хорошо видны округлые углубления менее 0.1 мкм в диам.

Quercus petraea Liebl. — Дуб скальный (табл II, *1—6*)

Пыльцевые зерна 3-бороздные, продолговато-сфероидальные, в экваториальном положении от продолговато-сфероидальных до почти продолговатых, в полярном — округло-треугольные. P=29—38 мкм, E=26—34 мкм, P/E=1.12. Борозды узкие, глу-

[1] Здесь и далее: P — полярная ось, E — экваториальный диаметр.

бокие, 27—30 мкм дл., почти параллельные. Апокольпиум 10—14 мкм, мезокольпиум 20—28 мкм. Скульптура экзины на СМ равномерно зернистая, на СЭМ разнозернистая, 2-уровенная, плотная. Зерна округло-изодиаметрической формы, с уплощенной поверхностью, до 1 мкм в диам. Крупные зерна 0.8—0.9 мкм выс.

Проведенные палинологические исследования позднеледниковых и голоценовых отложений Беларуси позволили установить определенную метахронность в расселении выявленных видов дуба на этой территории. Дуб черешчатый, хотя и в незначительном количестве, впервые появляется в составе лесов в аллереде. К атлантическому времени участие этой породы постепенно возрастает. Появление дуба скального происходит на рубеже пребореального и бореального периодов первоначально на юго-западе региона. Максимальное участие этой породы в составе лесов Беларуси относится ко второй половине атлантического отрезка времени, когда получили развитие широколиственные леса западноевропейского типа. В это же время отмечалось и незначительное присутствие дуба пушистого, первоначальное появление которого зафиксировано на юге региона.

Начиная с суббореального периода количество дуба скального в лесных ценозах снижается, почти полностью исчезает дуб пушистый. Во второй половине этого временного интервала увеличивается роль дуба черешчатого. Дальнейшее сокращение участия дуба скального в составе лесов происходит в субатлантическом периоде. Основной лесообразующей породой из представителей термофильной флоры становится дуб черешчатый. На юге Беларуси он достигает максимального распространения в первой половине периода. Во второй половине субатлантического периода участие в лесах дуба черешчатого уменьшается, так же как и дуба скального, который в настоящее время произрастает лишь на юго-западе Беларуси.

Выявленная динамика в расселении отдельных видов дуба на разных этапах позднеледниковья и голоцена может быть полезной при проведении палеогеографических и стратиграфических работ в данном регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 224 с. — *Зерницкая В.П.* Развитие растительности западной части Копыльской гряды в позднеледниковье и голоцене // Географические аспекты природопользования. Минск: Наука и техника, 1985. С. 110—116. — *Зерницкая В.П.* Условия формирования и спорово-пыльцевые комплексы Высоко-Махновичского торфяника // Современные рельефообразующие процессы. Минск: Наука и техника, 1986. С. 49—55. — *Зерницкая В.П.* Пыльца рода *Quercus* в голоценовых отложениях Белоруссии // Тез. докл. VI Всесоюз. палинологической конф. Минск, 1989. С. 107—108. — *Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. Т. 1. С. 140—142. — *Мейер-Меликян Н.Р.* Морфология спор пыльцы // Методические аспекты палинологии. М.: Недра, 1987. С. 17—40. — *Моносзон М.Х.* Морфологическое описание пыльцы главнейших видов дуба, произрастающих на территории СССР // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1954. Вып. 61. С. 93—118. — *Моносзон М.Х.* О вариациях морфологических признаков пыльцы некоторых видов дуба // ДАН СССР. 1961. Т. 140. № 6. С. 1456—1459. — *Моносзон М.Х.* О вариациях морфологических признаков пыльцы в пределах вида (в связи с применением видовых определений методом спорово-пыльцевого анализа в АН) // Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М.: Наука, 1964. С. 177—189. — *Моносзон М.Х.* Опыт применения сканирующего электронного микроскопа для диагностики ископаемой пыльцы // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1975. № 6. С. 110—116. — *Сладков А.Н.* Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. М.: Изд-во МГУ, 1962. 256 с. — *Сурова Т.Г.* Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. М.: Наука, 1975. 85 с. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Stockholm, 1952. 539 p. — *Erdtman G., Praglowsky J., Nilsson S.* An introduction to a Scandinavian pollen flora. Vol. 2. Stockholm, 1963. 89 p. — *Faegri K., Iversen J.* Textbook of modern pollen analysis. Copenhagen: Munksg.,1950. 168 p. — *Nilsson S., Praglowski J., Nilsson L.* Atlas of airborne pollen grains and spores in Northern Europe. Stockholm, 1977. 160 p. — *Praglowski J.R.* Notes on the pollen morphology of Swedish trees and shrubs // Grana palynol. 1962. Vol. 3. N 2. P. 45—63. — *Smit A.* A scanning electron microscopical

study of the pollen morphology in the genus *Quercus* // Acta Bot. Neerl. 1973. Vol. 22. P. 655—665.

Институт геохимии и геофизики АН Беларуси
Минск

Получено 18 VI 1991

УДК 58:561 (53)

Г.М.Левковская, А.А.Филатенко, А.К.Ровайшед, М.Б.Хабран, К.М.Х.Ба Хадер, А.С.Ба Тахер, Г.К.Аль Касири, Х.Аль Роуш

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОЭТНОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ПОГРЕБЕННОМ ГОРОДИЩЕ РАЙБУН В ЮЖНОЙ АРАВИИ

G.M.LEVKOVSKAYA, A.A.FILATENKO, A.Ch.ROWAISHED, M.B.HABRAN, K.M.H.BA HADER, A.S.BA TAHER, A.K.AL KATHIRI, H.AL ROUSH. THE PALYNOLOGICAL AND PALAEOETHNOBOTANICAL INVESTIGATION OF THE BURIED SITE RAYBUN FROM SOUTH ARABIA

Для трех строительных периодов погребенного городища Райбун (VI—V вв. до н.э. — I—II вв. н.э.) из Южной Аравии по палинологическим данным впервые выявлена сложная динамика растительности, связанная с появлением, функционированием и гибелью оросительной системы. Впервые реконструирована палеофлора (по пыльце и плодам определено 34 таксона).

Южная Аравия пока мало изучена в палеоботаническом отношении. По палинологии имеются сведения о слабой насыщенности континентальных отложений пыльцой (McClure, 1971) и интересные данные о голоценовых палинокомплексах Аденского залива (Van Campo et al., 1982). По палеоэтноботанике известна лишь одна публикация (Soderstrom, 1969), хотя материалы по северной Аравии (Brunner, 1983; Costanini, 1984; Costanini, Costanini-Biasini, 1985, 1986) свидетельствуют о перспективности исследований на Аравийском п-ове.

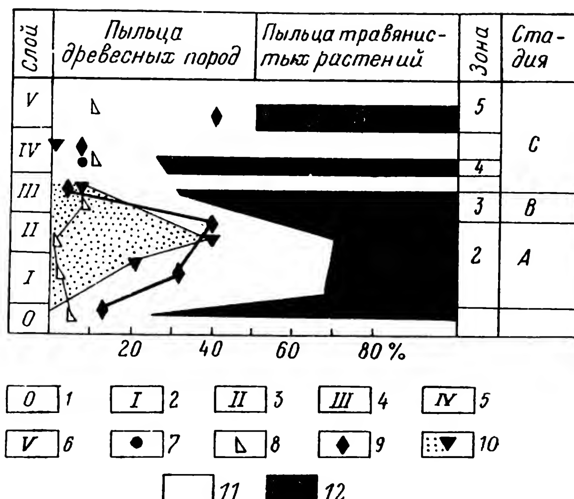
Данная статья основана на палинологических и палеоэтноботанических материалах, собранных в Южном Йемене в 1987 г. Г.М. Левковской, проводившей палеоботанические исследования в совместной советско-йеменской комплексной историко-археолого-этнографической экспедиции. В обработке коллекций принимал участие авторский коллектив, состоящий из специалиста по современным пшеницам (Филатенко А.А.), палинолога и палеоэтноботаника (Левковская Г.М.), а также специалистов по современной флоре района.

Городище Райбун расположено в континентальной части Южной Аравии в вади Дуан (ответвление вади Хадрамаут). Оно исследуется большим коллективом археологов и историков (Древняя ..., 1989). Раскопки показали, что оно было храмовым, имело ирригационную систему и существовало, по эпиграфическим данным, с IX в. до н.э. Для трех строительных периодов городища имеется 8 дат по ^{14}C — от 470±180 лет до н.э. до 250±300 лет н.э.

В настоящее время городище почти полностью погребено под эоловыми отложениями, на поверхности которых практически нет растительности. Лишь в долине вади ниже городища встречаются редкие *Ziziphus spina christi* (L.) Willd, *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne и пасквальные сорняки.

Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что флора и растительность в прошлом отличались от современных.

На спорово-пыльцевой диаграмме (см. рисунок), полученной для отложений строительных периодов *I—III* здания 6 древнего Райбуна выделяются три палинозоны (*2—4*). Сопоставление палинологических данных с археологическими позволяет разграничить две стадии воздействия древнего населения на природное окружение — *A* и *B*.



Спорово-пыльцевая диаграмма отложений из района погребенного городища Райбун (VI—V вв. до н.э. — I—II вв. н.э.) в Южной Аравии (участок здания 6; раскопки Ю.А.Виноградова).

Слои: *1* — без археологических находок (*0*); *2* — раннего (*I*); *3* — среднего (*II*); *4* — позднего (*III*) строительных периодов. Современные осадки: *5* — из района вади с сильно разреженным растительным покровом, поверхность эоловых отложений, под которыми погребен древний храм Райбуна (*IV*); *6* — с облесенного участка вади, где растет более 2000 пальм возле постоянного источника (*V*). Состав спорово-пыльцевых спектров: *7* — *Pinus* sp., *8* — *Ziziphus* sp., *9* — *Palmae* (2 вида), *10* — *Juglans* cf. *regia*; пыльца: *11* — древесных пород, *12* — травяно-кустарничковых растений. Стадии антропогенного воздействия на растительность (*A*—*C*): *A* — в период функционирования древней ирригационной системы, *B* — после гибели древней ирригационной системы, *C* — на современном этапе.

Стадия *A*. Отложения раннего (*I*) и среднего (*II*) строительных периодов. Время функционирования ирригационной системы, появление садов и пашен.

В спорово-пыльцевых спектрах (см. рисунок, палинозоны *2, 3*) много пыльцы древесных пород (до 70%). Это свидетельствует о значительном облесении вади в районе городища. Облесенность была выше, чем в период, предшествующий появлению городища (палинозона *1*: содержание пыльцы древесных пород 25%), и чем в настоящее время (палинозона *4*: поверхностная проба из района городища; содержание пыльцы древесных пород 28—30%).

По содержанию пыльцы древесных пород спектры стадии *A* близки к поверхностной пробе (палинозона *5*), отобранной в верховьях вади, где сейчас имеются постоянный источник и роща финиковых пальм, насчитывающая более 2000 деревьев. Палинологические данные указывают на господство в древних рощах грецкого ореха и пальм.

Морфометрические исследования показали, что размеры пыльцевых зерен грецкого ореха из отложений различных строительных периодов городища значительно варьируют (табл. 1).

В осадках Райбуна преобладают зерна с тонкой экзиной (1.9—1.8 мкм), небольшим количеством пор (10—12). Поры у большинства зерен не приподняты. Это позволяет отнести их к подтипу Regia, выделенному Л.А. Куприяновой (1965 : 102) и включающему в себя виды *Juglans regia* L. и *J. sagillata* Dode.

Исследование рецентной пыльцы пальм, выполненное на электронном сканирующем микроскопе (СЭМ) (см. таблицу-вклейку), позволяет идентифицировать ископаемую пыльцу из Райбуна с пыльцой финиковой пальмы *Phoenix* sp.

Стадия *B*. Отложения позднего (*III*) строительного периода. Время сооружения зданий на деревянных каркасах. Конец стадии — гибель городища. Разрушение ирригационной системы в результате нашествия врагов.

ТАБЛИЦА 1

Средние морфометрические характеристики пыльцевых зерен *Juglans* из разных строительных периодов Райбуна и современного вида *Juglans regia* L. (по: Куприянова, 1965)

Периоды	Диаметр, мкм		Число пор			Толщина экзины, мкм	Число измерений
	экваториальный	порового отверстия	на полусфере	на экваторе	в целом		
Ранний	48.2	1.9	5	7—10	10	1.9	28
Средний	50.3	1.9	4	5—8	11	1.9	30
Поздний	60.9	1.8	2	5—7	12	1.8	5
Juglans regia	46.8	2.0	5	6—10	12	2.0	100

Отложениям этого этапа на спорово-пыльцевой диаграмме соответствует палинозона *3*. Содержание пыльцы древесных пород (28%) близко к их содержанию в поверхностной пробе (см. рисунок, палинозона *4*), отобранной над погребенным храмом (эоловые отложения).

В спектрах палинозоны *3* доминирует пыльца травяно-кустарничковых растений (72%), в которой преобладает (68%) пыльца маревых — *Salsola* sp. и др. Наличие пыльцы *Ephedra* sp. свидетельствует о существовании участков с разреженным растительным покровом. Растительность вади в окрестностях городища в стадию *B* напоминала современную.

Всего в составе ископаемых палинофлоры Райбуна насчитывается 30 таксонов. В составе дендрофлоры определены *Acacia* sp., *Celtis* sp., *Cornaceae*, *Commiphora* sp., *Juglans* sp., *Meliaceae*, *Moraceae*, *Palmae* gen_1, *Palmae* gen_2 (cf. *Phoenix* sp.), *Pistacia* sp., *Ulmus* sp., *Zelkova* sp., cf. *Ziziphus* sp. Травяно-кустарничковые растения представлены *Cerealia, Artemisia* sp., *Asteraceae, Cichoriaceae, Chenopodiaceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, Lythraceae, Plantago* cf. *lanceolata* L., *Polygonum* cf. *persicaria* L., *Zygophyllaceae*; неопределенная пыльца (6 морфологических типов пыльцевых зерен).

Качественный и количественный состав ископаемой карпологической флоры приведен в табл. 2.

В составе ископаемой карпологической флоры доминируют остатки фруктовых деревьев, что, как и палинологические данные, свидетельствует о значительном облесении вади в районе городища в прошлом.

В составе приведенных выше палинологической и карпологической флор наиболее интересны находки остатков *Zelkova, Juglans*, пыльцы из семейства *Borassaceae* (*Hyphaene*, или рода, близкого к *Hyphaene*, — *Medemia*), а также *Triticum aethiopicum*. В Турции, Иране, Сирии, юго-восточной Европе главный голоценовый максимум *Juglans* связывается с началом его культивирования (Bottema, 1980; Van Zeist et al., 1970, 1975, 1978, 1980). Выявленный нами максимум *Juglans* из Райбуна (33.3%) превосходит плейстоценовый его максимум (10.0%) в этом же районе (палинологические данные по пещерной стоянке Аль-Гузах; Амирханов, 1991). На основании этих данных можно предположить, что в период существования городища в его окрестностях насаждения *Juglans* занимали значительные площади. По-видимому, часть этих насаждений являлась культурными посадками, окружавшими храмовое городище Райбун.

Находки остатков культурных злаков пока немногочисленны (табл. 1). Сравнение зерновок пшеницы с эталонами пшениц Института растениеводства им. Н.И. Вавилова (эталоны N-25471, K-25856, K-25459) позволило идентифицировать их с *Triticum dicoccum* (Schrank) Schübl и *T. aethiopicum* Jacubzon (Levkovskaya, Filatenko, 1992). Зерновки эфиопской пшеницы обнаружены в остатках корзины из отложений раннего строительного периода. Эта находка особенно важна и согласуется с концепцией Н.И. Вавилова об отнесении Аравии к Абиссинскому центру происхождения культурных растений.

ТАБЛИЦА 2

Карпологическая флора из древнего городища Райбун

Строительный период	I		II		III	Всего
Образец	1	2	3	4	5	
Участок раскопа	P1	P2	P3	P4	P5	
Здание	6	2	6	6	4	
Фруктовые деревья						
Medemia sp. или *Hyphaene* sp.			10			10
Phoenix sp.	30	15	25			70
Ziziphus sp.	76		65	22	25	188
Бахчевые культуры						
Citrullus lanatus var. *vulgaris*				32	30	62
Зерновые культуры						
Triticum aethiopicum	4					4
T. dicoccum	2					2
Cerealia (фрагменты зерновок)			1	3	20	24
Соотношение культур, %						
фруктовые						168—74.6
бахчевые						62—17.1
зерновые						30—8.3

Выводы

1. Впервые для городища Райбун определена ископаемая флора и реконструирована палеорастительность.

Для участка вади, ныне практически лишенного растительности, реконструирована значительная его облесенность в VI в. до н.э. — I—II вв. н.э. (фаза рощ из ореха и финиковых пальм). Флора прошлого была значительно богаче современной.

2. По палинологическим и археологическим данным выявлены три стадии антропогенного воздействия на фитоценозы, связанных с появлением, функционированием и гибелью оросительной системы.

Процесс разрежения растительного покрова, начавшийся под влиянием антропогенного фактора (разрушение плотины) в I—II вв. н.э., в условиях очень жаркого и очень сухого климата Аравии был необратим.

3. По палеоботаническим данным, в период существования оросительной системы древнее население занималось плодоводством и в меньшей степени разведением зерновых и овощных культур. Но главную роль в жизни древнего населения, по-видимому, играло скотоводство (в пробах промытых грунтов резко доминируют экскременты коз или овец, реже — верблюдов).

4. Находки зерновок эфиопской пшеницы свидетельствуют о связях (этнокультурных или флористических) континентальных районов Аравии с Абиссинией в VI—V вв. до н.э.

Приведенные выводы являются предварительными, так как пока обработана часть коллекции. Причем палеоботанически исследована только небольшая часть погребенного городища (три хорошо стратифицированных здания).

Материалы, изложенные в статье, показывают перспективность палеоботанических исследований на городище Райбун.

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность всем, кто оказал разнообразную помощь при исследовании коллекций: В.И. Тарасевич, Н.Н. Имхоницкой, М.В Карцевой, Е.А. Храмовой, Т.Б. Фурса, Б.А. Шапкову, П.И. Иванову, А.А. Клеру, М.В. Ченцовой, И.Б. Серафимович и др. Особенно авторы признательны В.П. Бочанцеву за ценные консультации по современной флоре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амирханов Х.А. Палеолит юга Аравии. М.: Наука, 1991. 334 с. — *Куприянова Л.А.* Палинология сережкоцветных. М.; Л.: Наука. 1965. 214 с. — *Древняя* цивилизация // Древняя история. 1989. Т 189. № 2. С. 1—200. — *Bottema S.* On the history of the walnut (*Juglans regia* L.) in southeastern Europe // Acta Bot. Nederland. 1980. Vol. 29. N 5/6. P. 343—349. — *Brunner U.* Die Erforschung der antiken Oase von Marib mit Hilfe geomorphologischer Untersuchungsmethoden. Mainz an Rhein: Philipp von Zabern, 1983. 134 S. — *Costanini L.* Plant-impressions in Bronze age Pottery from the Jemen Arab Republic // East and West. 1984. N 1-3. P. 107—115 — *Costanini L., Costanini-Biasiny L.* Laboratory of bioarchaeology // East and West. 1985. Vol. 35. N 4. P. 331—336. — *Costanini L., Costanini-Biasiny L.* Laboratory of bioarchaeology // East and West. 1986. Vol. 36. N 4. P. 354—365. — *Levkovskaya G.M., Filatenko A.A.* Palaeobotanical and palynological studies in South Arabia // Review of palaeobotany and palynology. Amsterdam, 1992. N 73. P. 1—17. — *McClure H.A.* The Arabian peninsula and prehistoric population. Miami, 1971. 220 p. — *Soderstrom T.K.* Impressions of cerealia and other plants in the pattery of Hajar Bin Humied // Investigations at a Pre-Islamic site in South Arabia. Baltimore, 1969. P. 399—407. — *Van Campo E., Duplessy I.C., Rossigne-Strick M.* Climatic conditions deduced from a 150-kyr Oxygen isotope pollen record from the Arabian Sea // Nature. 1982. Vol. 296. N 5852. P. 56—59. — *Van Zeist W., Timmors R.W., Bottema S.* Studies of modern and Holocene pollen precipitation in southeastern Turkey // Palaeohistoria. 1970. Vol. 14. P. 19—59. — *Van Zeist W., Waldring H., Stapert D.* Late Quarternary vegetation and climate of southwestern Turkey // Palaeohistoria. 1975. Vol. 17. P. 55—143. — *Van Zeist W., Bottema S.* Palynological investigations in Western Iran // Palaeohistoria. 1978. Vol. 19. P. 19—26. — *Van Zeist W., Woldring H.* Holocene vegetation and climate of northwestern Syria // Palaeohistoria. 1980. Vol. 22. P. 112—125.

Институт истории материальной культуры РАН
Институт растениеводства им. Н.И.Вавилова
Санкт-Петербург
Центр сельскохозяйственных исследований
Сейун, Йемен
Биологический факультет университета
Аден, Йемен
Центр по мелиорации
Сейун, Йемен

Получено 16 VIII 1990

УДК 581.331.2:58.998

Р.К. Аскерова

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВА *CICHORIOIDEAE* (*ASTERACEAE*)

R.K. ASKEROVA. SOME RESULTS OF PALYNOLOGICAL INVESTIGATION OF THE SUBFAMILY *CICHORIOIDEAE* (*ASTERACEAE*)

Рассмотрено систематическое значение морфологических особенностей пыльцевых зерен представителей подсемейства цикориевых семейства сложноцветных на уровне различных таксономических категорий (триб, родов, внутриродовых подразделений).

В систематике уже давно получили признание результаты палинологических исследований.

Занимаясь длительное время изучением пыльцы сложноцветных растений, я убедилась в возможности использования палинологических данных для решения вопросов систематики этой группы на уровне различных таксономических категорий.

Сложноцветные являются одним из крупнейших семейств цветковых растений. В целом это легко познаваемая группа. Вместе с тем обнаружено много неясностей в понимании как объема ее родов, их положения, так и родственных взаимоотношений. В частности, до сих пор нет единого мнения относительно статуса группы растений, которая одними исследователями принимается как отдельное семейство под названием «цикориевые», другими — рассматривается в составе семейства сложноцветных в качестве трибы или подсемейства.

Все имеющиеся системы сложноцветных, как и большинство систем других семейств, построены на основе макроморфологических признаков.

Принимая во внимание консервативность строения пыльцы, я пересмотрела систему цикориевых на основе данных их палинологического исследования.

Мною обобщены результаты изучения пыльцы свыше 300 видов, составляющих 79 родов из общего числа родов (около 90), относимых к этой группе.

О морфологии пыльцы цикориевых мною опубликованы ряд статей (Аскерова, 1970а, 1971, 1974, 1982 и др.), а также монография (Аскерова, 1987). Здесь я остановлюсь на тех признаках, которые позволили внести коррективы в систематику цикориевых на различных уровнях.

Прежде всего отмечу, что палинологические исследования указывают на генетическую связь цикориевых с остальными сложноцветными и на необходимость сохранения их в составе этого семейства. Одновременно эти данные позволяют утверждать, что отчленение цикориевых от анцестральных групп сложноцветных произошло очень рано, а именно в период, когда их пыльца была еще слабо дифференцирована морфологически, имела ламеллятную структуру нэкзины и шиповатую скульптуру.

Известно, что насекомоопыляемым растениям в отличие от ветроопыляемых присуще разнообразие скульптурных образований. У некоторых продвинутых групп растений это выразилось в образовании шипов. В процессе эволюции у пыльцевых зерен цикориевых, первоначально также имевших шиповатый покров, появилась тенденция к редукции шипов, определявших очертания борозд; вследствие этого последние подверглись изменению: образовался новый элемент скульптуры — лакуны (крупные, окруженные шипами или гребнями углубления на поверхности зерен, дно которых лишено скульптурных образований).

Разнообразие форм лакун в свое время было использовано рядом исследователей (Wodehouse, 1935; Pausinger, 1951) при разработке типологической классификации пыльцы. Однако в основе построения этих классификаций лежит простое сочетание форм лакун, что не позволяет уловить какую-нибудь закономерность, и поэтому палинологические данные не получили отражения в систематической классификации цикориевых (Stebbins, 1953; Jeffrey, 1966).

Изучив пыльцу большинства родов цикориевых, я убедилась в том, что основным критерием, позволяющим применить лакунные образования в классификации этой группы, является характер их связи с апертурами.

Пыльца цикориевых имеет 3 или 4 апертуры, находящиеся в зоне экватора на равном друг от друга расстоянии. Связь их с лакунами проявляется в следующих 3 вариантах, которые я определила как типы пыльцы.

I тип — Scolymus: апертуры расположены в закрытых лакунах.

II тип — Cichorium: апертуры расположены в открытых лакунах, общающихся со смежными по меридиональной линии.

III тип — Scorzonera: апертуры расположены вне лакун, между противолежащими смежными лакунами, находящимися на той же меридиональной линии.

В выделенных типах пыльцы обнаружены различия также в строении эндэкзины и столбикового слоя. Эти типы пыльцы приурочены к определенным родам или группам родов.

С целью выявления систематической ценности установленных типов мною проанализирован родовой состав этих типов пыльцы с точки зрения их макроморфологических особенностей.

I тип пыльцы (Scolymus) представлен лишь одним родом *Scolymus*, который, как выяснилось, обладает комплексом макроморфологических (особенности строения листьев, характер цветоложа, прицветников и др.) и кариологических (x=10) признаков, выделявших его среди остальных родов цикориевых.

II тип (Cichorium) оказался более оптимальным; он широко представлен среди цикориевых и встречается у 70 из 79 палинологически исследованных мною родов.

III тип (Scorzonera) имеется лишь у 7 родов: *Scorzonera, Tragopogon, Epilasia, Geropogon, Tourneuxia, Koelpinia, Catananche.* Роды, пыльца которых относится к II и III типам, конкретно различаются по макроморфологическим признакам.

У родов, имеющих пыльцу типа Cichorium, листья с сетчатым жилкованием; проростки с широко овальными семядолями, небольшого размера, около 20 мм дл.; прицветники, хохолки обладают большим разнообразием форм.

У родов, имеющих пыльцу типа Scorzonera, листья с параллельно-дуговидным жилкованием, лишь у некоторых видов рода *Scorzonera* образуются листья с жилками, подобными сетчатому жилкованию (как вторичное явление); семядоли проростков сильно вытянутые, линейные, около 50 мм дл.; прицветники щетинистые, хохолки перистые. Отметим, что первые 5 из вышеназванных родов, имеющих пыльцу типа Scorzonera, и ранее объединялись как подтриба. Роды *Koelpinia* и *Catananche* после их палинологического исследования впервые мною присоединены к ним.

Основываясь на вышеизложенном, считаю более целесообразным в пределах подсемейства цикориевых выделять не одну, а три трибы в соответствии с установленными типами пыльцы: *Scolymeae, Cichorieae, Scorzonereae*, отразившими естественные линии развития этой группы сложноцветных (Аскерова, 1976).

Теперь рассмотрим возможности использования морфологических особенностей пыльцы в систематике таксонов более низких категорий.

Пыльца большинства родов цикориевых в пределах установленных триб однообразна; лишь очень немногие роды — *Hymenonema, Phalacroseris*, группа родов *Sonchus* (триба *Cichorieae*), *Tragopogon, Epilasia* (триба *Scorzonereae*) — имеют строение пыльцевых зерен, свойственное только им. При характеристике пыльцы этих родов систематическое значение приобретают следующие признаки: форма и число лакун, их размеры, соотношение форм лакун, форма межлакунных канавок, строение спородермы. Эти же признаки могут быть использованы при характеристике секций родов, что наглядно прослеживается на примере рода *Scorzonera*, где на основании указанных признаков установлено 6 подтипов пыльцы, приуроченных к определенным группам секций.

Наконец, остановимся на использовании палиноморфологии цикориевых в разграничении видов. Систематическое значение видового ранга имеют следующие признаки: очертания пыльцевых зерен с полюса и с экватора, их размер; форма и размеры полярных утолщений, соотношение их сторон; число и форма шипов на их поверхности; форма апертур, соотношение образующих их бороздок, пор, ор; строение спородермы. На примере изучения видов родов *Sonchus* (Saad, 1961), *Scorzonera* (Аскерова, 1970б), *Crepis* (Аскерова, 1974) я убедилась в том, что для каждого рода можно выделить комплекс признаков из вышеперечисленных и на этом основании палинологически характеризовать все виды в пределах рода.

Еще большее значение имеют морфологические особенности пыльцы цикориевых в установлении эволюционного уровня продвинутости родов и видов и выявлении филогенетических связей между ними.

На основании морфологических особенностей пыльцы я рассматриваю монотипную трибу *Scolymeae* как производную от трибы *Cichorieae.* Палинологические данные показывают, что трибы *Cichorieae* и *Scorzonereae*, развиваясь параллельно, образовали формы пыльцевых зерен, находящиеся на одинаковых эволюционных уровнях. В пределах цикориевых отмечается 4 эволюционных уровня. Основная часть родов, в том числе *Crepis, Hieracium*, происхождение которых исследователи (Babcock,

1947; Юксип, 1960) относят к третичному периоду, имеет пыльцу высокого (4-го) уровня. Последнее обстоятельство дает основание предположить, что сложноцветные, будучи высокопродвинутой группой, вместе с тем являются достаточно древними цветковыми растениями (Аскерова, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскерова Р.К. К палинологической характеристике трибы *Cichorieae* семейства *Compositae* // Бот. журн. 1970а. Т. 55. № 5. С. 660—668. — *Аскерова Р.К.* Морфология пыльцы рода *Scorzonera* L. // Изв. АН АзССР. 1970б. № 4. С. 43—46. — *Аскерова Р.К.* О пыльце некоторых родов трибы *Cichorieae (Compositae)* // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С.971—978. — *Аскерова Р.К.* Морфология пыльцы некоторых видов рода *Crepis* L. Деп. ВИНИТИ АН СССР. М., 1974. № 2776-74. — *Аскерова Р.К.* Система подсемейства *Cichorioideae* семейства *Asteraceae* // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 961—963. — *Аскерова Р.К.* Строение пыльцевых зерен подсемейства *Cichorioideae (Asteraceae)* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1341—1350. — *Аскерова Р.К.* Палинология цикориевых *Compositae: Cichorioideae.* Баку: Элм, 1987. 207 с. — *Юксип А.Я.* Род *Hieracium* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 30. С. 1—732. — *Babcock E.B.* The genus *Crepis* L. II // Univ. Calif. Publ. Bot. 1947. Vol. 22. P. 199—1030. — *Jeffrey C.* Notes on *Compositae*. I. The *Cichorieae* in east tropical Africa // Kew Bul. 1966. Vol. 66. N 18. P. 427—486. — *Pausinger F.* Vom Pollengestaltung der *Cichorieae* // Carinthia. II. Sonderheft 13. Klagenfurt, 1951. — *Saad S.* Pollen morphology in the genus *Sonchus* // Pollen et Spores. 1961. Vol. 3 N 2. P. 247—260. — *Stebbins G.L., Jr.* A new classification of the tribe *Cichorieae*, family *Compositae* // Madroño. 1953. Vol. 12. P. 65—81. — *Wodehouse R.P.* Pollen grains. N.Y., 1935. 574 p.

Институт ботаники АН Азербайджана
Баку

Получено 18 VI 1991

УДК 581.4:581.33:582.669

Л.С. Романова

ПАЛИНОМОРФОСТРУКТУРА ГВОЗДИЧНЫХ (*CARYOPHYLLACEAE*)

L.S. ROMANOVA. STRUCTURE OF PALYNOMORPHES OF CARNATIONS (*CARYOPHYLLACEAE*)

Представлены результаты палиноморфологических исследований сем. *Caryophyllaceae*. На основании анализа этих данных выявлены и разграничены морфологические типы пыльцевых зерен.

Сем. *Caryophyllaceae* Juss. вызывает особый интерес как одна из систематических единиц порядка *Caryophyllales* (*Centrospermae* Engl.). Биохимические и эмбриологические особенности представителей этого семейства отличают его от других семейств порядка (Schnarf, 1927—1929; Reznik, 1957, 1978; Beck et al., 1962).

Для выяснения систематического положения сем. *Caryophyllaceae* в порядке *Caryophyllales*, а также для уточнения внутрисемейственных взаимосвязей большое значение имеют палинологические исследования. Учитывая консервативность пыльцы, на основе палинологических данных можно получить такие характеристики таксонов, которые трудно выявить при других методах систематики. Достаточно большой объем палинологических данных по сем. *Caryophyllaceae* представлен в основополагающих работах G. Erdtman (1943, 1952, 1969). Сравнительно-морфологический анализ особенностей пыльцы различных семейств порядка *Caryophyllales*, в частности сем. *Caryophyllaceae*, проведенный с применением методов электронной микроскопии, свидетельствует о важности палинологических данных для решения вопросов систематики и филогении (Nowicke, Skvarla, 1977, 1979; Гвинианидзе, 1984).

Большой интерес представляют гвоздичные при палеопалинологических исследованиях (Заклинская, 1953; Соколовская, 1958; Гринчук, 1985).

В задачу наших исследований входило палинологическое изучение пыльцы у представителей сем. *Caryophyllaceae* флоры Украины с применением световой и электронной микроскопии. Нами была исследована пыльца 192 видов из 37 родов (Романова, 1988).

Для сем. *Caryophyllaceae* характерна многопоровая пыльца. Исключение составляют роды *Spergula* L. и *Spergularia* (Pers.) J. et C. Presl, пыльца которых спирально-бороздная, 3-бороздная и 6-бороздковая (руговая).

У большинства представителей этого семейства пыльца сфероидальная, в очертании округлая или округло-многоугольная. Только у некоторых видов рода *Spergula* пыльцевые зерна эллипсоидальные, а у рода *Herniaria* L. — округло-кубовидной формы.

Размеры пыльцевых зерен в пределах *Caryophyllaceae* значительно варьируют. Самая мелкая пыльца выявлена у представителей рода *Herniaria* — от 11.0 до 16.5 мкм. Мелкие пыльцевые зерна (19.2—31.0 мкм) отмечены также у представителей *Bufonia* L., *Spergularia*, *Paronychia* Mill. Наиболее обычные средние размеры колеблются в пределах 30.0—45.3 мкм. Самые крупные пыльцевые зерна у *Agrostemma githago* L. — 55.0—65.0 мкм; у некоторых видов *Stellaria* L., *Elisanthe* (Fenzl) Reichenb., *Oberna* Adans., *Melandrium* Roehl., *Dianthus* L., *Saponaria* L. также отмечена пыльца с диаметром, превышающим 50.0 мкм.

Для пыльцы гвоздичных характерна экзина 2 типов покрова — мелкоперфорированного и прерывистого (крупноперфорированного). Оба типа характеризуются 3-слойной экзиной (столбиковый слой, покровный и надпокровные шипики). Пыльцевые зерна с перфорированно-покровной экзиной присущи подавляющему большинству представителей семейства и имеют 3 типа орнаментации — точечный, неправильно-звездчатый и звездчатый. Прерывисто-покровный тип экзины с сетчатой орнаментацией характерен для пыльцы родов *Melandrium* и *Pleconax* Rafin.

На основании комплекса морфологических особенностей в пределах сем. *Caryophyllaceae* выявлено 9 морфологических типов (палинотипов) и 5 подтипов пыльцы.

Как указано выше, по характеру апертур пыльцевые зерна гвоздичных подразделяются на 2 группы — бороздные (в широком смысле) и многопоровые.

По характеру и количеству борозд бороздные пыльцевые зерна делятся на 3 палинотипа.

1-й палинотип (Spergularia marina) — спирально-бороздные пыльцевые зерна (табл. I, *1*).

2-й палинотип (Spergula morisonii) — 3-бороздные пыльцевые зерна (табл. I, *2*).

3-й палинотип (Spergula arvensis) — 6-бороздковые пыльцевые зерна (табл. I, *3*).

В группе многопоровых пыльцевых зерен установлено 6 палинотипов по характеру пор, которые могут быть с оперкулумом или без него, погруженными или слабо погруженными.

4-й палинотип (Stellaria uliginosa) (табл. I, *5*) — погруженные поры без оперкулума. К этому палинотипу относятся *Stellaria, Cerastium* L., *Arenaria* L. и другие роды трибы *Alsineae*. В этом палинотипе можно выделить 2 подтипа. В 1-м подтипе (Sagina saginoides) пыльцевые зерна с крупношиповатой, очень характерной экзиной (табл. 1, *6*). Такой подтип пыльцы имеют и другие виды этого рода. Во 2-м подтипе (Scleranthus perennis) пыльцевые зерна в очертаниях угловатые, с неравномерно расположенными по поверхности зерна шипиками (табл. I, *7*). Все 3 вида рода *Scleranthus* L. имеют этот подтип пыльцы.

5-й палинотип (Bufonia tenuifolia) (табл. I, *8*) — пыльцевые зерна со слабо погруженными порами без оперкулума. К этому палинотипу могут быть отнесены также роды *Paronychia* и *Herniaria*, однако их пыльца имеет не округлые, а 4—5-угольные очертания, и поэтому эти роды выделены в самостоятельный подтип (Herniaria polygama) (табл. I, *4*).

6-й палинотип (Cucubalus baccifer) — пыльцевые зерна с порами без оперкулума. Поры скрыты покровным слоем (табл. II, *1*).

7-й палинотип (Silene jundzillii) — пыльцевые зерна многопоровые, погруженные поры с оперкулумом (табл. II, *2*). К этому палинотипу относятся роды *Silene, Oberna, Otites* Adans., *Steris* и др.

8-й палинотип (Dianthus laevigatus) — пыльцевые зерна со слабо погруженными порами с выпуклым, четким оперкулумом (табл. II, *4*). Этот палинотип представлен родами трибы *Diantheae*, но пыльца некоторых видов рода *Gypsophila* не всегда имеет оперкулум. На этом основании она выделена в самостоятельный подтип (Gypsophila collina) (табл. II, *5*).

9-й палинотип (Pleconax subconica) — пыльцевые зерна с прерывисто покровной (сетчатой) скульптурой экзины, поры с оперкулумом (табл. II, *6*). Кроме этого вида, пыльцу такого типа имеют *Pleconax conica* (Гвинианидзе, 1984) и виды рода *Melandrium*.

Анализ имеющихся данных о направлениях эволюции пыльцы (Куприянова, 1969, 1973; Мейер, 1980; Архангельский, 1982; Гвинианидзе, 1984; и др.) позволяет рассматривать спирально-бороздный тип пыльцевых зерен (Spergularia marina) как наиболее примитивный в сем. *Caryophyllaceae*. Вероятно, увеличение числа апертур было одним из направлений в эволюции (тип Spergula arvensis с 6-бороздковыми пыльцевыми зернами). Многопоровые зерна 7-го палинотипа (Silene jundzillii) являются наиболее продвинутыми; 3-бороздные зерна 2-го палинотипа (Spergula morisonii) — вероятно, тупиковая ветвь в эволюционном процессе этого большого семейства.

Эволюция многопоровых пыльцевых зерен шла в сторону не только увеличения количества пор, но и образования оперкулума. Так, многопоровая пыльца представителей трибы *Alsineae* оперкулума не имеет. Переходные формы от безоперкулумных пыльцевых зерен к оперкулумным наблюдаются у некоторых представителей рода *Gypsophila*, у которых на одних и тех же пыльцевых зернах есть поры и с оперкулумом, и без него. Пыльца остальных представителей подсем. *Silenoideae* имеет мощный, четко обозначенный шиповатый оперкулум.

Эволюция характера скульптуры экзины у пыльцы представителей сем. *Caryophyllaceae* шла, вероятно, от перфорированно-покровного типа к сетчатому.

Таким образом, анализ морфологических особенностей пыльцы гвоздичных позволил дать палиноморфологическую типификацию этого семейства, а также наметить вероятные направления в эволюции апертур и скульптуры экзины у представителей сем. *Caryophyllaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д.Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 890—897. — *Гвинианидзе З.И.* К палиноморфологии сем. *Caryophyllaceae* // Заметки по сист. и геогр. раст. АН ГССР. 1984. Вып. 40. С. 30—38. — *Гричук В.П.* Итоги изучения истории флоры и растительности на территории СССР и задачи дальнейших работ // Палинология четвертичного периода. М.: Наука, 1985. С. 5—24. — *Заклинская Е.Д.* Описание пыльцы и спор некоторых видов растений полярной тундры // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. 1953. Вып. 142. С. 3—59. — *Куприянова Л.А.* Об эволюционных уровнях в морфологии пыльцы и спор // Бот.журн. 1969. Т. 54. № 10. С. 1502—1512. — *Куприянова Л.А.* Значение морфологии пыльцы и спор для филогении растений и спорово-пыльцевого анализа // Проблемы палинологии. М.: Наука, 1973. С. 23—31. — *Мейер Н.Р.* Вероятные направления эволюции спородермы голосеменных и некоторых покрытосеменных // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 86—92. — *Романова Л.С.* Палиноморфология семейства *Caryophyllaceae* Juss. флоры УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1988. 20 с. — *Соколовская А.П.* Пыльца растений Арктики // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 245—292. — *Beck E., Merxmüller H., Wagner H.* Anthocyane bei Plumbaginaceen, Alsinoideen und Molluginaceen // Planta. 1962. Bd 58. S. 220—224. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. N.Y.: The Roland Press Company, 1943. 239 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy, Angiospers. Stockholm: Almquist and Wiksell, 1952. 539 p. — *Erdtman G.* Handbook of palynology. Morphology—taxonomy—ecology. An

introduction to the study of pollen grains and spores. Copenhagen: Munksgaard ed., 1969. 486 p. — *Nowicke J.W., Skvarla J.J.* Pollen morphology and the relationship of the *Plumbaginaceae, Polygonaceae* and *Primulaceae* to the order *Centrospermae* // Smithsonian contr. to Botany. Cizi. of Washington, 1977. N 37. 64 p. — *Nowicke J. W., Skvarla J.J.* Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics // Ann. Mo. Bot. Gard. 1979. Vol. 66. N 4. P. 633—700. — *Reznik H.* Die Pigmente der Centrospermen als systematisches Element. II. Untersuchungen über das ionophoretische Verhalten // Planta. 1957. Bd 49. S. 406—403. — *Reznik H.* Das Vorkommen von Betalaminsäure bei Centrospermen // Z. Pflanzenphysiol. 1978. Bd 87. H. 2. S. 95—102. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927—1929. 690 S.

Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН Украины
Киев

Получено 18 VI 1991

УДК 581.331.2

А.Е. Пожидаев

ПЫЛЬЦА РОДА *ACER* (*ACERACEAE*) И ИЗОМОРФИЗМ ОТКЛОНЯЮЩИХСЯ ФОРМ ПЫЛЬЦЫ ДВУДОЛЬНЫХ

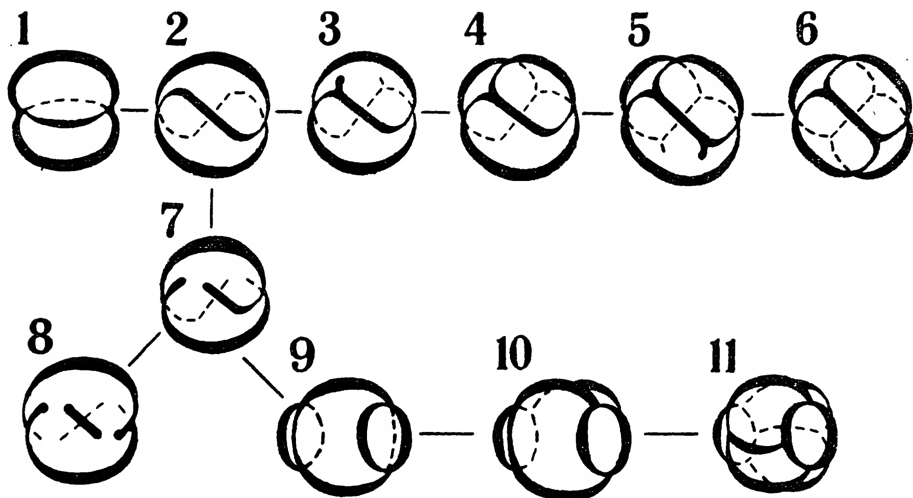
A.E. POZHIDAEV. THE POLLEN OF THE GENUS *ACER* (*ACERACEAE*) AND ISOMORPHISM OF DEVIATING FORMS OF POLLEN IN DICOTYLEDONS

У 31 вида *Acer* из 50 изученных, кроме обычных 3-бороздных пыльцевых зерен, были обнаружены разнообразные отклоняющиеся формы, оказавшиеся членами одного ряда, что свидетельствует об их вполне регулярном строении. При исследовании тетрад рода *Acer* было обнаружено их разнообразное строение. Показано, что однозначной зависимости между строением тетрад и расположением апертур отклоняющихся пыльцевых зерен не существует. Отклоняющиеся формы пыльцы, аналогичные описанным в роде *Acer*, были обнаружены в других подклассах двудольных. Ряды отклоняющихся форм пыльцы, изоморфные в этих группах, могут рассматриваться как рефрен (Мейен, 1977).

В большинстве случаев при изучении морфологии пыльцевых зерен все формы пыльцы, отклоняющиеся от обычной для данного вида формы, рассматриваются как ненормальные или уродливые и в исследовании не фиксируются. Поэтому из литературных данных невозможно получить полного представления об истинной распространенности и характере признаков этих форм. Однако непредубежденное исследование показывает, что особенностью, типичной для многих систематических групп цветковых, является полиморфизм пыльцы, возникающий за счет некоторых редко встречающихся форм пыльцевых зерен. Причем оказалось, что многообразие таких форм хотя и велико, но не безгранично, а их признаки, отклоняющиеся от признаков обычной пыльцы, вполне регулярны и имеют свои закономерности. Более того, было обнаружено, что одни и те же редкие отклонения встречаются в самых разных и далеких систематических группах двудольных. Все это, вероятно, свидетельствует о том, что появление таких форм не связано с какими-либо нарушениями и нормально для растений, а также о некоторой искусственности представления о типичной пыльце как об единственной норме.

Материал и методика

В исследовании использовались образцы из Гербария БИН РАН (LE), препараты, хранящиеся в палинологической коллекции БИН, а также образцы пыльцы видов, интродуцированных в ботаническом саду БИН. Для иллюстрации использовались образцы следующих видов: *Acer palmatum* Thunb. (*A. buergerianum* Mig.), China, Forbes 663 (LE); *A. californicum* Torr., Таджикистан, Доленко 95 (LE); *A. davidii* Franch.,



Морфологический ряд отклоняющихся форм пыльцевых зерен рода *Acer* (цифровые обозначения форм соответствуют приведенным на табл. I, вклейке).

China, Wilson 289 (LE); *A.fabrii* Hance, China, Lau 3611 (LE); *A.ginnala* Maxim., Крым, 3076 (LE); *A.maybei* Maxim., Ленинград, Фирсов (личный гербарий); *A.negundo* L., Владивосток, Архангельский (личные сборы); *A.pseudoplatanus* L., Ленинград, Пожидаев (личные сборы); *A.reticulatum* Champ. (LE); *A.sinense* Pax var. *concolor* Pax (LE); *A.tataricum* L., Крым, Куприянова (личные сборы); *A.ukurundense* Trautv., Китай, Ивашкевич (LE); *A.urophyllum* Maxim., China, Wilson 774 (LE); *Buxus hildebrandtii* Baill., Socotra, 637 (LE); *Haplopappus lanuginosus* A.Gray, Oregon, Cronquist 7713 (LE); *Hypericum elongatum* Ledeb., Persia, 864 (LE); *Lamium intermedium* Preis, Finland, Lindenberg, 1295 (LE); *Viola suavis* Bieb., Молдавия, Пинзар (LE).

Для изучения под световым микроскопом пыльцу обрабатывали ацетолизным методом. На сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-35 исследовали пыльцу без какой-либо предварительной обработки. Для исследования строения тетрад живые генеративные почки фиксировали 3%-м глютаровым альдегидом на фосфатном буфере. На СЭМ исследовали фиксированные тетрады, высушенные по методу критической точки.

Результаты и обсуждение

При исследовании морфологии пыльцы рода *Acer* в 31 из 50 исследованных видов, кроме обычной для них 3-бороздной или 3-бороздно-поровой пыльцы, были обнаружены изредка встречающиеся разнообразные формы, отклоняющиеся от обычной по числу борозд и их расположению (табл. I). Оказалось, что все эти формы, изображенные в некотором стандартном положении, могут быть выстроены в единый ветвящийся ряд (см.рисунок).

Таким образом, обнаруженные отклоняющиеся формы оказались членами одной последовательности, которую можно описать как постепенное преобразование пыльцевого зерна с 2 слитными бороздами (число борозд может быть подсчитано по числу пор у видов с бороздно-поровой пыльцой), закрученными как шов на теннисном мяче (форма 2), в 5 следующих крайних форм:

— слитно-2-бороздная с кольцом борозд, лежащим в одной плоскости (форма 1);

— 4-бороздная или 4-бороздно-поровая с попарно скошенными бороздами (форма 8);

Группы, в которых встречаются отклоняющиеся формы пыльцы, аналогичные по строению формам, обнаруженным в роде *Acer*

Группа	№ формы (см. рисунок)	Литературный источник
	Asteraceae	
Haplopappus lanuginosus A. Gray	1	Настоящая статья, табл. II, *1*
H.stenophyllus A. Gray	6	Wodehouse, 1935, Plate I
H.macleanii A. Gray	8, 11	То же
	Caryophyllaceae	
Spergula arvensis L.	6	Candau, 1987 : 114
S.rubra J. et C. Prasl	8	Candau, 1987 : 115
	Convolvulaceae	
Convolvulus althaeoideae L.	6	Polo, Diez, 1987 : 263
Cressa cretica L.	1	То же
	Cucurbitaceae	
Actinostemma lobatum Maxim.	2	Shimakura, 1973, Plate 99, fig. 1115
	Fagaceae	
Quercus carpinifolia C. A. Mey.	6	Куприянова, 1965, табл. XXLI, *6*
	Hypericaceae	
Hypericum napaulense Choisy	1	Clarke, 1975, Plate I, fig. 1
H. forrestii N. Robson	8	Clarke, 1975, Plate I, fig. 3, 4
H.elongatum Ledeb.	9	Clarke, 1975, Plate I, fig. 6
То же	6	Настоящая статья, табл. II, *3, a*
	Lamiaceae	
Trichostemma suffrutescens Kearney	8	Pozhidaev, 1992, fig. 1 F
Sideritis chlorostegia Jus.	11	Манукян, 1975, табл. I, *7*
Lamium intermedium Preis	2	Настоящая статья, табл. II, *2, a*
	Polygonaceae	
Polygonum acetosa Bieb.	6	Борзова, 1969, рис. 2, *г*
	Ranunculaceae	
Clematis orientalis L.	5, 6	Тарасевич, Серов, 1986, табл. II, *8*
	Rosaceae	
Crataegus rotundifolia Moench.	8	Hebda et al., 1988, fig. 56
	Solanaceae	
Triguera osbeckii Willk.	1	Polo, Diez, 1987 : 260
Solanum nigrum L.	6	Polo, Diez, 1987 : 259
	Violaceae	
Viola suavis Bieb.	9	Настоящая статья, табл. II, *4, б*

— 6-бороздковая или слитно-6-бороздковая с бороздками, расположенными по ребрам тетраэдра (форма 6);

— с 4 бороздами, замкнутыми попарно в 2 кольца, лежащими на противоположных сторонах зерна (форма 9);

— 12-бороздковая с бороздами, лежащими по ребрам куба (форма 11).

Формы 3, 4, 5, 7, 10 занимают промежуточное положение между перечисленными крайними формами, их строение видно на рисунке. Направление, заданное нумерацией форм, выбрано исключительно в целях удобства описания, и этот ряд с тем же основанием может рассматриваться в любом другом направлении, возможном в данном ряду.

Частота встречаемости таких отклоняющихся форм пыльцы обычно низка и редко превышает 10%, а их распределение не обнаруживает какой-либо четкой географической или систематической зависимости.

Дальнейшее исследование показало, что отклоняющиеся формы пыльцы, аналогичные описанным, встречаются и в других совершенно различных систематических группах двудольных (см. таблицу).

Список видов, где встречаются формы из этого ряда, вероятно, мог бы быть намного длиннее. Однако и из этого перечисления видны высокая неспецифичность этих редких отклонений даже на уровне групп ранга подкласса (Сладков, 1953; Van Campo, 1967) и изоморфность рядов отклоняющихся форм в далеких семействах. Некоторые из этих форм, редкие в одной группе, могут закрепляться как основные в другой. Так, например, форма 6 в 4 подсемействах губоцветных, встречающаяся как редкое отклонение, является основной в секции *Empedoclea* рода *Sideritis* (Huynh, 1972).

Для объяснения причин появления таких форм в роде *Hypericum* было сделано предположение (Clarke, 1975), что их возникновение связано с некоторыми нарушениями во время мейоза, скорее, физического, чем генетического характера. Поэтому такие формы рассматривались как нерегулярные и более или менее случайные.

Действительно, при изучении строения тетрад рода *Acer* в некоторых образцах наблюдались все формы тетрад (табл. II, *6, а-г*) — от тетраэдрической до ромбической. Однако предположение об изменении в строении апертур в связи с изменением угла наклона осей тетрады отпало, после того как тетрады были исследованы на СЭМ. Было обнаружено, что пыльцевые зерна одного типа (форма 1) могут образовываться как в тетраэдрической, так и в ромбической тетрадах (табл. II, *7, 8*), т.е. однозначной зависимости между формой тетрады и строением апертуры отклоняющегося пыльцевого зерна не существует.

Между тем широкое распространение этих редких отклонений пыльцы у двудольных, явная стабильность и закономерность их признаков, достаточно высокий процент фертильности (Clarke, 1975) не позволяют говорить об этих формах как о случайных, нерегулярных, а тем более как об уродливых.

Кроме того, нужно отметить, что полученный ряд оказался не связанным с обычной 3-бороздной формой пыльцы; по крайней мере обсуждаемые данные позволяют не согласиться с тем, как связывалась 3-бороздная пыльца с некоторыми из описанных отклоняющихся форм (Сладков, 1953; Борзова, Сладков, 1968; Борзова, 1969).

Таким образом, вопрос о том, как образуются эти редкие формы, остается открытым. Вопрос, почему образуются эти формы, также наталкивается на ряд трудностей. Так, появление этих форм пыльцы, вероятно, нельзя объяснить влиянием условий среды обитания, интродукцией, гибридизацией или другими внешними причинами, так как с учетом обнаруженной высокой систематической неспецифичности этих форм такое объяснение допускало бы прямое действие среды в духе Ламарка. Внешнему фактору может быть приписана роль толчка, провоцирующего проявление некоторой закономерности, но не роль причины. Кроме того, само представление о многообразии подобных форм как о последовательности, в которой одна форма возникает из другой, на чем основана всякая филогенетическая интерпретация появления многообразия признаков, вероятно, неприменимо в случае данного континуального многообразия (хотя и удобно при его описании), так как при таком представлении предполагается существование полярности, т.е. возможности указания направления в данной последовательности (соответствующего порядку возникновения этих форм), для чего необходимо иметь основания для выделения исходного типа. Сложность заключается не столько в трудности обоснования большей или меньшей продвинутости (или адаптивности) одной из этих форм, сколько в том, что в случае

непрерывного многообразия дискретные типы могут быть выделены только формально и бесконечным числом способов, а значит, существовать и являться исходными в действительности не могут. (Трудности, возникающие при описании причин возникновения континуального многообразия с позиций адаптогенеза, рассмотрены подробнее ранее; Пожидаев, 1989). Поэтому представляется невозможным давать какую-либо филогенетическую интерпретацию в обсуждаемом случае, выводя одну форму из другой, как это делает, например. E. Köhler (1988) для рода *Buxus*. 4 типа пыльцевых зерен из 8, включенных Köhler (1988) в его схему эволюционирования пыльцы рода *Buxus*, были обнаружены в одном и том же нашем образце *B.hildebrandtii* (табл. II, *Б*).

Таким образом, можно утверждать, что многообразие отклоняющихся форм пыльцы не является случайным, а подчиняется некоторой внутренней закономерности, общей для разных групп цветковых, образуя континуальный комплекс, который с учетом идей С.В. Мейена (1977) было бы правильнее описывать как рефрен. Однако такой подход хотя и позволяет понять, почему возникающие ряды параллельны в различных группах, но еще не приводит к объяснению возникновения самого многообразия форм, поскольку описывает преформацию (развертывание) некоей внутренней закономерности, но не появление новой.

Исследование, продолженное после подготовки этой статьи к печати, показало, что разнообразие отклоняющихся форм пыльцы гораздо больше, а ряд, который может быть составлен из них, имеет более сложную структуру и объединяет не только отклоняющиеся, но и обычные формы пыльцы, что позволяет говорить об описании структуры многообразия признаков формы пыльцевых зерен двудольных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзова Л.М., Сладков А.Н. О пыльце некоторых видов рода *Polygonum* L. I. Трех-, четырех- и шестиапертурные пыльцевые зерна // Биол. науки. 1968. № 8. С. 54—57. — *Борзова Л.М.* О пыльце некоторых видов рода *Polygonum* L. III. Преемственность форм пыльцевых зерен *Polygonum acetosum* M.B. // Биол. науки. 1969. № 3. С. 69—71. — *Куприянова Л.А.* Палинология сережкоцветных. М.; Л.: Наука, 1965. 213 с. — *Манукян Л.К.* Палиноморфология рода *Sideritis* L. // Палинология. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1975. С. 40—44. — *Мейен С.В.* Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: Наука, 1977. С. 75—77. — *Сладков А.Н.* О формах пыльцевых зерен селитрянки Шобера // ДАН СССР. 1953. Т. 88 № 3. С. 516—563. — *Пожидаев А.Е.* Строение экзины пыльцевых зерен семейства *Lamiaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1410—1422. — *Тарасевич В.Ф., Серов В.Р.* Морфология и ультраструктура пыльцы родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1491—1501. — *Candau P. Caryophyllaceae* // Atlas polinico de Andalucia occidental. Sevilla, 1987. N 43. P. 109—118. — *Clarke G.C.S.* Irregular pollen grains in some *Hypericum* species // Grana. 1975 Vol. 15. N 1-3. P. 117—125. — *Hebda R.J., Chinnappa C.C., Smith B.M.* Pollen morphology of the *Rosaceae* of Western Canada. I. *Agrimonia* to *Crataegus* // Grana. 1988. Vol. 27. N 2. P. 95—113. — *Huynh K.* Le pollen et la systématique du genre *Sideritis* L. (*Labiatae*) // Bull. du muséum National d'Histoire Naturale. 3 sér. Botanique 1. 1972. N 45. P. 1—28. — *Köhler E., Brückner P.* The genus *Buxus* (*Buxaceae*): Aspects of its differentiation in space and time // Plant Syst. Evol. 1988. Vol. 162. N 1-4. P. 267—283. — *Polo J.M., Diez M.J. Solanaceae* // Atlas polinico de Andalucia occidental. Sevilla, 1987. N 43. P.251—260. — *Pozhidaev A.E.* The origin of three- and sixcolpate pollen in the *Lamiaceae* // Grana. 1992. Vol. 31. N 1. P. 49—52. — *Shimakura M.* Polynomorphs of Japanese plants // Special publ. Osaka Mus. Nat. Hist. 1973. N 5. P. 1—60. — *Van Campo M.* Pollen et classification // Rev. Paleobot. Palyn. 1967. N 3. P 65—71. — *Wodehouse R.P.* Pollen grains. N.Y.; London: McGraw-Hill Book Co., 1935. 574 p.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 V 1991

УДК 582.262 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, №11

Ю.В.Науменко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*DESMIDIALES, CHLOROPHYTA*) РЕКИ ОБИ

Yu.V.NAUMENKO. SPECIES COMPOSITION OF DECMIDS (*DESMIDIALES, CHLOROPHYTA*) OF THE OB RIVER

В результате изучения водорослей р. Оби приводится 87 видов, разновидностей и форм десмидиевых водорослей. Указано распространение *Desmidiales*. Ряд видов приведен впервые для р. Оби и Западной Сибири.

Специальных исследований по десмидиевым водорослям р. Оби не проводилось. Некоторые сведения о представителях *Desmidiales* в планктоне реки встречаются в нескольких работах (Якубова, 1961; Куксн, 1965; Киселев, 1970; Солоневская, 1972; Семенова, Алексюк, 1989). Для верхнего течения Оби А.И. Якубова (1961) приводит 5 видовых и внутривидовых таксонов. М.С. Куксн (1965) нашла 6 видов в Новосибирском водохранилище. Более полные списки опубликованы для нижнего течения Оби и Обской губы: И.А. Киселев (1970) приводит 23 таксона, А.В. Солоневская (1972) — 9 видов, Л.А. Семенова, В.А. Алексюк (1989) — 20 видов, разновидностей и форм водорослей. После тщательного пересмотра этих флористических данных ряд видов был сведен нами в синонимы, некоторые названия видов изменены согласно современным представлениям (Паламарь-Мордвинцева, 1982). Всего для русла Оби, по литературным данным (после их ревизии) (табл. 1), приводится 52 вида, разновидности и формы *Desmidiales*, относящихся к 2 семействам и 10 родам. Из них ведущее место занимают роды *Closterium* Nitzsch, *Staurastrum* Meyen.

ТАБЛИЦА 1

Сводные данные о *Desmidiales* р. Оби (по литературным и оригинальным данным)

Род	Число видов, разновидностей и форм						
	Якубова, 1961	Куксн, 1965	Киселев, 1970	Солоневская, 1972	Семенова и Алексюк, 1989	наши данные	всего для р. Оби
Closterium	3	1	5	7	15	31	38
Tetmemorus	—	—	—	—	1	—	1
Euastrum	—	—	—	—	—	1	1
Actinotaenium	—	—	—	—	—	1	1
Cosmoastrum	—	—	2	—	—	4	6
Raphidiastrum	—	—	1	—	—	1	2
Staurodesmus	—	—	2	1	—	6	9
Staurastrum	2	1	8	1	3	5	14
Cosmarium	—	4	2	—	—	1	7
Xanthidium	—	—	1	—	—	1	1
Spondylosium	—	—	1	—	1	1	2
Teilingia	—	—	1	—	—	2	3
Desmidium	—	—	—	—	—	2	2
Всего	5	6	23	9	20	56	87

Примечание. «—» — отсутствие таксонов.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы автора, проведенные у г. Колпашево ежедекадно со второй декады июня 1985 г. до второй декады июня 1989 г.; были использованы пробы маршрутных рейсов по реке от Новосибирска до Салехарда в летне-осеннее время (1979—1982 и 1985—1989 гг.). В русле Оби пробы фитопланктона отбирали из поверхностного горизонта воды на 20 гидробиологических разрезах.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав десмидиевых водорослей фитопланктона р. Оби (по литературным и оригинальным данным)

Вид	Верхняя Обь	Новосибирское водохранилище	Средняя Обь	Нижняя Обь	Обская губа
Closterium abruptum W.West	—	—	+	+	—
C.acerosum (Schrank) Ehr.	+	—	+	+	+
C.aciculare Tuffen West	—	—	+	+	+
C.acutum (Lyngb.) Bréb. var.*acutum*	—	—	+	+	—
C.acutum var.*linea* (Perty) W. et G.West	+	—	+	+	—
**C.ceratium* Perty	—	—	+	+	—
C.cornu Ehr.	—	—	+	+	—
**C.dianae* Ehr.	—	—	+	+	—
C.eboracense Turn.	—	+	—	—	—
C.ehrenbergii Menegh.var. *ehrenbergii*	—	—	+	+	+
***C.ehrenbergii* var.*percrassum* (Borge) Grönbl.	—	—	—	+	—
C.gracile Bréb.f.*gracile*	—	—	+	+	—
C.gracile f.*elongatum* (W.et G.West) Kossinsk.	—	—	+	—	—
C.kuetzingii Bréb.	—	—	—	+	—
**C.lanceolatum* Kütz.f. *lanceolatum*	—	—	+	—	—
C.lanceolatum f.*parvum* (W.et G.West) Kossinsk.	—	—	+	+	—
C.leibleinii Kütz.var. *leibleinii*	+	—	+	+	+
C.leibleinii var.*minimum* Schmidle	—	—	—	—	+
**C.libellula* Focke var. *libellula*	—	—	—	+	—
**C.libellula* var.*interruptum* (W.et G.West) Donat	—	—	+	—	—
C.lineatum Ehr.	—	—	—	+	—
C.littorale Gay	—	—	+	+	—
C.moniliferum (Bory) Ehr. var.*moniliferum*	+	—	+	+	+
**C.moniliferum* var.*concavum* Klebs	—	—	+	—	—
C.parvulum Näg.f.*parvulum*	—	—	+	+	—
**C.parvulum* f.*majus* W.West	—	—	+	—	—
C.peracerosum Gay var.*peracerosum*	—	—	+	+	+
C.peracerosum var.*elegans* G.West	+	—	—	—	—
C.praelongum f.*brevius* Nordst.	—	—	+	—	—
C.pritchardianum Arch.	—	—	—	—	+
C.pronum Bréb.var.*pronum* f.*pronum*	—	—	+	+	+
C.pronum f.*brevius* (W.West) Kossinsk.	—	—	+	+	+
C.pronum var.*brevius* f.*sigmoideum* Woronich.	—	—	+	—	—
C.rostratum f.*brevirostratum* (W.West) Kossinsk.	—	—	—	—	+
**C.siliqua* W.et G.West	—	—	+	—	—
C.strigosum Bréb.	—	—	—	—	+
**C.subulatum* (Kütz.) Bréb.	—	—	+	+	—
**C.tumidum* Johns.	—	—	—	+	—
Tetmemorus laevis (Kütz.) Ralfs	—	—	—	+	—
**Euastrum denticulatum* (Kirchn.) Gay	—	—	—	+	—
**Actinotaenium cucurbitinum* (Biss.) Teil.	—	—	+	+	—
Cosmoastrum brebissonii (Arch.) Pal.-Mordv.	—	—	—	+	—
***C.gladiosum* (Turn.) Pal.-Mordv.	—	—	+	+	—
C.muticum (Bréb.) Pal.-Mordv.	—	—	—	+	—
**C.orbiculare* (Ralfs) Pal.-Mordv. var.*orbiculare*	—	—	—	+	—
**C.orbiculare* var.*depresum* (Roy et Biss.) Pal.-Mordv.	—	—	+	—	—
**C.polytrichum* (Perty) Pal.-Mordv.	—	—	+	—	—
**Raphidiastrum avicula* (Bréb.) Pal.-Mordv.	—	—	—	+	—
R.denticulatum (Näg.) Pal.-Mordv.	—	—	—	+	—
Staurodesmus brevispina (Bréb.) Croas.	—	—	—	+	—
S.dejectus (Bréb.) Teil.	—	—	—	—	+

Вид	Верхняя Обь	Новосибирское водохранилище	Средняя Обь	Нижняя Обь	Обская губа
S.glaber (Ehr.) Teil.	—	—	—	—	+
**S.incus* (Bréb.) Teil.	—	—	+	—	—
S.mamillatus var. *maximus* (West) Teil.	—	—	—	+	—
***S.mucronatus* (Ralfs) Croas.	—	—	+	—	—
***S.patens* (Nordst.) Croas.	—	—	—	+	—
***S.subulatus* (Kütz.) Thom.	—	—	—	+	—
***S.triangularis* (Lagerh.) Teil.	—	—	—	+	—
Staurastrum aculeatum (Ehr.) Menegh.	—	—	—	+	—
S.anatinum Cooke et Wille	—	—	—	+	+
S.arachne Ralfs var. *arachne*	—	—	—	+	—
S.arachne var. *curvatum* W. et G.S.West	—	—	—	+	—
S.gracile Ralfs var. *gracile*	—	+	+	+	+
S.gracile var. *bulbosum* West	—	—	—	+	+
**S.longipes* (Nordst.) Teil.	—	—	—	+	—
S.paradoxum Meyen var. *paradoxum*	+	—	+	+	+
S.paradoxum var. *evolutum* W. et G.West	—	—	—	—	+
S.paradoxum var. *parvulum* West	+	—	+	—	—
S.pelagicum W. et G.S.West	—	—	—	—	+
S.planctonicum Teil.	—	—	—	—	+
S.saltator Grönbl.	—	—	—	+	—
**S.tetracerum* Ralfs	—	—	+	—	—
Cosmarium contractum Kirchn.	—	—	—	+	—
***C.cyclicum* Lund.	—	—	—	+	—
C.depressum (Näg.) Lund.	—	—	—	—	+
C.punctulatum var. *subpunctulatum* (Nordst.) Börg.	—	+	—	—	—
C.subprotumidium Nordst.	—	+	—	—	—
C.turpinii Bréb.	—	+	—	—	—
C.vexatum West	—	+	—	—	—
Xanthidium antilopaeum (Bréb.) Kütz.	—	—	—	+	+
Spondylosium papillosum W. et G.S.West	—	—	—	+	+
S.planum (Wolle) W. et G.S.West	—	—	+	+	+
**Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr.	—	—	+	+	—
***T.granulata* (Roy et Biss.) Bourr.	—	—	+	—	—
T.wallichii var. *anglica* (W. et G.S.West) Pal.-Mordv.	—	—	—	+	—
**Desmidium cylindricum* Grev.	—	—	+	—	—
**D.swartzii* Ag.	—	—	+	—	—

Примечание. «+» — присутствие таксонов, «—» — отсутствие таксонов. Одной звездочкой отмечены таксоны, новые для Оби, двумя — новые для Сибири.

Река Обь, расположенная в Западной Сибири (длина 3661 км), в среднем и нижнем течении протекает по равнинной территории. С заболоченных территорий несут свои воды многочисленные ее притоки — Чулым, Кеть, Васюган, Вах, Назым, Казым и др., обогащая обские воды гуминовыми кислотами. По нашим измерениям, прозрачность в среднем и нижнем течении изменялась от 20 до 70 см, активная реакция воды — от 6.60 до 7.40.

За период исследования в планктоне верхнего, среднего и нижнего течения Оби нами обнаружено 56 видов, разновидностей и форм десмидиевых водорослей, относящихся к 12 родам (табл. 1). Сезонные наблюдения свидетельствуют о том, что представители *Desmidiales*, как правило, встречаются со второй декады июня до конца сентября. Лишь у с. Белогорье (Нижняя Обь) *Closterium peracerosum*, *C. gracile* встречались в последней декаде мая 1980 г., в 1982 г. в это же время наблюдался *Staurastrum paradoxum*, а у пос. Александровское (Средняя Обь) в первой декаде октября

1985 г. отмечен *Closterium moniliferum*. За все годы исследования наибольшее разнообразие десмидиевых отмечали в августе и сентябре. В разные годы наблюдалось различное количество видов. Наибольшего разнообразия (24 видовых и внутривидовых таксона) десмидиевые достигали в среднем по водности 1986 г. и в маловодном 1989 г., наименьшего — в многоводных 1985 и 1988 г. (13 и 9 соответственно).

Наиболее часто встречались в Средней и Нижней Оби *Closterium pronum, C. peracerosum, C. aciculare, C. moniliferum, Staurastrum paradoxum*.

В настоящее время, по литературным данным и нашим наблюдениям, в планктоне Оби известно 87 видов, разновидностей и форм десмидиевых водорослей (табл. 2), относящихся к 2 семействам — *Closteriaceae, Desmidiaceae* — и 13 родам. Первое семейство представлено одним родом *Closterium* Nitzsch, к которому относится 38 видов и внутривидовых таксонов. На второе семейство приходится более половины видов (56.8%) и 12 родов. Наибольшим разнообразием среди них выделяется *Staurastrum* Meyen (14 видов, разновидностей и форм), менее разнообразны *Staurodesmus* Teil. (9), *Cosmarium* Corda (7), *Cosmoastrum* Pal.-Mordv. (6 видов).

7 видов и 1 разновидность являются новыми для флоры Сибири: *Closterium ehrenbergii* var. *percrassum, Cosmoastrum gladiosum, Staurodesmus mucronatus, S. patens, S. subulatus, S. triangularis, Cosmarium cyclicum, Teilingia granulata*; 22 вида и формы — новые для Оби.

Найденные десмидиевые — в основном одноклеточные организмы; колониальные нитчатые формы представлены видами родов *Spondylosium* Bréb., *Teilingia* Bourr., *Desmidium* Ag.

При продвижении вниз по течению к Обской губе (т.е. к северу) число видов *Desmidiales* увеличивалось.

По климатическим и гидрологическим условиям Обь подразделяется на Верхнюю Обь, водохранилище, Среднюю Обь, Нижнюю Обь и Обскую губу.

В е р х н я я О б ь — участок Оби от слияния рек Бии и Катуни до устья р.Томь. Здесь выявлено 7 видов и разновидностей десмидиевых, принадлежащих к 2 родам и 2 семействам (табл. 2). Слабое развитие их объясняется высокими скоростями течения, щелочной средой (pH=7.60—8.20), песчаными и галечными грунтами.

Н о в о с и б и р с к о е в о д о х р а н и л и щ е расположено в верхнем течении реки, длина его 220 км. В толще воды было обнаружено только 6 представителей *Desmidiales*, относящихся к 3 родам и 2 семействам. Небольшое число десмидиевых объясняется значительной минерализацией (123—438 мг/л) и нейтральной (слабощелочной) реакцией воды (Чайкина, 1975).

С р е д н я я О б ь — участок между устьями рек Томь и Иртыш, имеет большое количество притоков, несущих воды с заболоченных территорий. Здесь выявлено 42 вида, разновидностей и формы десмидиевых водорослей, относящихся к 8 родам и 2 семействам. Наибольшего разнообразия десмидиевые достигали на створах у городов Нижневартовска и Сургута. Богатство десмидиевых на данном участке реки объясняется слабокислой реакцией воды (pH=6.79—7.40), сильной заболоченностью берегов и поймы, обилием осадков, густой сетью притоков.

Н и ж н я я О б ь — участок от устья Иртыша до о-ва Большие Яры, характеризуется также большим количеством притоков, соров, сильной заболоченностью берегов, pH=6.60—7.70 (Ресурсы ..., 1972). Здесь было отмечено самое высокое разнообразие десмидиевых — 54 видовых и внутривидовых таксона, относящихся к 12 родам и 2 семействам (табл. 2), что, по-видимому, объясняется химизмом воды (мягкие воды, низкие значения pH, гуминовые кислоты, поступающие с болотистой территории).

О б с к а я г у б а занимает участок от о-ва Большие Яры до линии мыс Дровяной — мыс Тарасоль. Южная и средняя части губы пресноводные, северная часть имеет соленость 15.4—15.8% (Киселев, 1970). Здесь обнаружено 25 видов, разновидностей и форм десмидиевых водорослей, относящихся к 6 родам и 2 семействам. Почти все эти виды найдены в южной части губы. Северная часть губы находится под сильным воздействием приливно-отливных течений со стороны Карского моря, и напрасно было бы ожидать здесь развития представителей данного порядка.

Проведенные исследования показали, что основную роль в формировании видового состава *Desmidiales* играют роды *Closterium, Staurastrum, Staurodesmus*. Максимум разнообразия десмидиевых отмечен в Нижней Оби. Наибольшее сходство выявлено при сопоставлении видового состава изучаемых водорослей Средней и Нижней Оби (коэффициент Серенсена — 52%). Это объясняется сходными физико-географическими условиями данных участков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселев И.А. О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. Ч. 1(3). С. 41—54. — *Куксн М.С.* Фитопланктон Новосибирского водохранилища и его формирование: Дис. ... канд.биол.наук. Новосибирск, 1965. 350 с. — *Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Зеленые водоросли. Класс Конъюгат. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Л.: Наука, 1982. 620 с. — *Ресурсы* поверхностных вод СССР. Т. 15. Вып. 2. Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 408 с. — *Семенова Л.А., Алексюк В.А.* Изученность альгофлоры Обского Севера // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1989. С. 23—38. — *Солоневская А.В.* Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовья Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. Ч. 2. С. 51—70. — *Чайкина М.В.* Гидрохимический режим Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. 131 с. — *Якубова А.И.* Основные черты водорослевой растительности реки Оби в ее верхнем течении // Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. С. 65—79.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 16 I 1992

УДК 582.751.72(575.4)

Э.М. Сейфулин, А.И. Гладышев

MALACOCARPUS CRITHMIFOLIUS (*PEGANACEAE*) В ТУРКМЕНИСТАНЕ

E.M. SEYFULIN, A.I. GLADYSHEV. *MALACOCARPUS CRITHMIFOLIUS* (*PEGANACEAE*) IN TURKMENISTAN

Подведены итоги изучения мягкоплодника критмолистного *Malacocarpus crithmifolius* в Туркменистане. В пределах региона выделены 4 самостоятельные популяции мягкоплодника, резко отличающиеся друг от друга по условиям обитания, но имеющие много общего в экологии и фитоценотической структуре. В современных условиях аридизации территории мягкоплодник становится не только реликтовым, но и угасающим видом, нуждающимся в строгой охране и введении в культуру.

Malacocarpus crithmifolius (Retz.) C.A. Mey. — реликтовый ирано-туранский вид, представитель монотипного рода *Malacocarpus* Fisch. et Mey. Кустарничек 1—1.5 м выс., с распростертыми или лазающими тонкими извилистыми побегами, неправильно дважды рассеченными ярко-зелеными листьями (рис. 1). Большая часть ареала мягкоплодника находится на территории Туркменистана, охватывает Казахстан и Среднюю Азию (Мангышлак, Устюрт и Предустюртье), Юго-Западный Туркменистан, Каракумы, Копетдаг, Малый и Большой Балхан, Бадхыз и Северо-Западный Памиро-Алай (Саркисова, 1983; Курбанов, 1988; Никитин, Гельдиханов, 1988).

Экологическое распространение мягкоплодника довольно широкое. Его можно встретить в ущельях низкогорий и гор, на крутых склонах обрывов и карстовых воронок, на обнажениях гипсоносных глин, у солонцеватых источников и в песках, редко — в тугайных зарослях. Часто его местообитания приурочены к территории древних поселений со следами развитого орошаемого земледелия.

Мягкоплодник — весьма перспективное пищевое и декоративное растение (рис. 2) (Мурзова, 1958, 1959, 1965; Мищенко, 1967, 1969). Как исчезающий вид, он вклю-

чен в «Красную книгу СССР» (1978) и региональные «красные книги» республик Средней Азии и Казахстана. Специально проведенные исследования и обширный гербарный материал позволяют в настоящее время говорить практически обо всех местообитаниях мягкоплодника в Туркменистане (Коган, 1954; Тарасов, 1954; Михельсон, 1958; Родин, 1963; Мурзова, 1965; Сарыбаев, 1981; Шубенкина, 1989, 1991).

Цель данной работы — обобщить фактический материал и результаты собственных исследований о произрастании мягкоплодника в Туркменистане, выявить особенности его биоэкологии и обосновать статус растения как охраняемого вида.

Нам представляется, что в пределах Туркменистана можно выделить 4 самостоятельные популяции мягкоплодника критмолистного, резко различающиеся по условиям местообитаний, но имеющие много общего в экологии и фитоценотической структуре.

1. Копетдаго-Балханская популяция

Для Центрального Копетдага мягкоплодник указывается в пунктах: пос. Гаудан, Фирюза, Гермаб, Мергенулья, Сюлюкли, Прохладное, Арваз, ущелье Инжерева (восточнее подземного оз. Ковата). Здесь он произрастает на высотах от 300 до 1200 м над ур.м. на мелкоземисто-щебнистых и каменисто-мелкоземистых почвах, занимая нижние участки склонов и днища ущелий. По Р.В.Камелину (1970), это пояс шибляка и полусаванн, на своих максимальных отметках (1500—1600 м над ур.м.) переходящий в пояс арчевников (трагакантников); в пограничной между поясами зоне распространены группировки листопадных ксеромезофильных деревьев и кустарников. Осадков выпадает в среднем 250—300 мм в год. Почвы — светлые и темные сероземы. Растительность поясов весьма разнообразна и подразделяется на 3 подпояса (Бердыев, 1990). Мягкоплодник в основном встречается в подпоясе низкотравных полусаванн (400—700 м над ур.м.) в мятликово-осочковой и полынной формациях, а также в подпоясе крупнотравно-низкотравных полусаванн (700—1200 м над ур. м.)

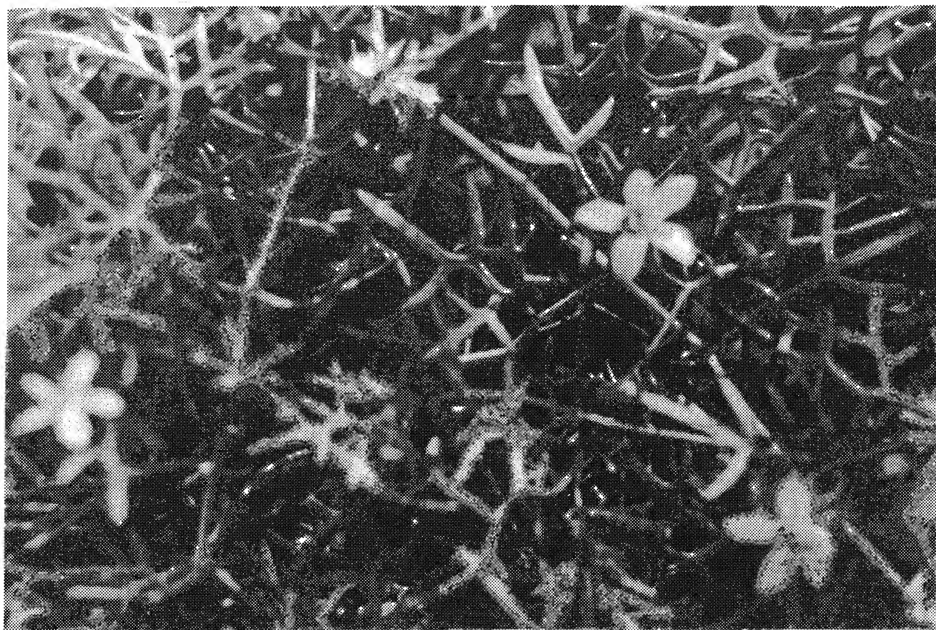


Рис. 1. *Malacocarpus crithmifolius* в фазе цветения.
15 V 1991. Оз. Топиатан на Узбое, Туркменистан. М. 1 : 1.

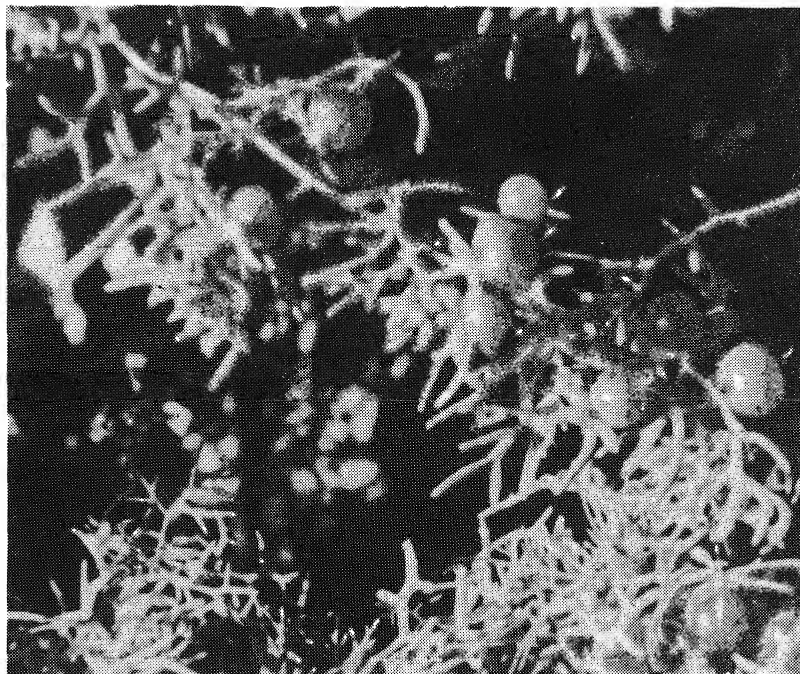


Рис. 2. *Malacocarpus crithmifolius* в условиях культуры.
Ашхабад, 28 IX 1990. Туркменистан. М. 1 : 1.

в мятликово-осочково-большетравной, большетравно-эфемероидной, эфемероидно-полынной, петрофитно-кустарниковой (шибляковой) формациях.

Наиболее крупная ценопопуляция мягкоплодника находится вблизи местечка Мергенулья в ущелье Манежное и на прилегающей к нему территории. Ущелье расположено в зоне разреженных арчевников на высоте 1200 м над ур.м. и входит в охранную зону Копетдагского заповедника. Здесь мы обнаружили 174 растения мягкоплодника. Все они растут в виде небольших куртин по 2—20 растений в каждой. Ценопопуляция состоит в основном из старых (более 25 лет) и средневозрастных (10—15 лет) особей. В состав синузии мягкоплодника в качестве ассектаторов входят деревья (*Juniperus turcomanica* B.Fedtsch.), кустарники (*Lycium depressum* Stocks, *Cerasus microcapra* (C.A.Mey.) Boiss., *Berberis iberica* Stev. et Fisch. ex DC., *Atraphaxis spinosa* L., *Ephedra equsetina* Bunge, *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et Mey.), кустарнички (*Artemisia ciniformis* Krasch. et M. Pop. ex Poljak.), травы (*Crambe kotschyana* Boiss., *Poa bulbosa* L.) с участием небольшого количества эфемеров и эфемероидов (*Gagea olgae* Regel, *Papaver pavoninum* Schrenk, *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh., *Hypecoum trilobum* Trautv., *Allium umbilicatum* Boiss. и др.).

Рассеянно в виде небольших куртин и отдельных растений мягкоплодник встречается на Северо-Западном Копетдаге (родник Кызыл-Чешме, урочище Зеленая долина, поселки Даната, Обой, Искандер, Тргой, Узун-Су, Терс-Акан, Казанджик). Его можно встретить у подножия гор, по краям щелей, вблизи пресных и солонцеватых родников.

По нашим наблюдениям, несмотря на более благоприятные экологические условия Юго-Западного Копетдага, мягкоплодник встречается здесь реже, чем на Северо-Западном Копетдаге. На Юго-Западном Копетдаге он известен лишь в ущелье Монжуклы, урочище Кызыл-Дин (ниже Каракала), у поселков Ак-Кая и Ян-Чешме.

Наиболее крупная популяция мягкоплодника находится в 18 км к западу от пос. Каракала вдоль дороги на Чандырь, у подножия восточного склона хребта и на его

крутых каменисто-щебнистых осыпях. Она занимает площадь 0.5 га среди ксерофитных, петрофитно-разнотравно-древесно-кустарниковых сообществ. В растительном покрове доминируют *Lonicera bracteolaris* Boiss. et Buhse, *Lycium depressum, Perovskia abrotanoides* Kar., *Capparis herbacea* Willd., *Salsola dendroides* Pall., на каменистых склонах их дополняют *Acer turcomanicum* Pojark. и *Atraphaxis spinosa*. Растительность находится под мощным антропогенным влиянием и поэтому лишена возможности полноценно развиваться. В год наблюдений ценопопуляция мягкоплодника была в удовлетворительном состоянии. Основную часть растений (80%) составляли старые особи (в возрасте более 25 лет). Отмерших растений, как и подроста, не отмечено. В следующий год все растения мягкоплодника были потравлены скотом.

Примерно такие же местообитания мягкоплодника наблюдаются на Большом (родник Месседжик, ущелье Дашли-Дера) и Малом (родник Чал-су, колодец Шорджа, пос. Торанглы и др.) Балхане. Здесь он занимает участки, защищенные от солнца и сильных ветров, с доминированием петрофитно-разнотравно-кустарниковых сообществ и нагорных ксерофитов, типичных для равнинных пустынь Средней Азии (Тарасов, 1954; Курбанов, 1988).

2. Бадхызская популяция

Восточная граница распространения мягкоплодника критмолистного в Тукменистане проходит по западной части Бадхыза (горы Гяз-Гядык). Вблизи родника Зюльфагар находится наиболее крупная его ценопопуляция в регионе. Здесь мягкоплодник произрастает в тугайном сообществе с доминированием *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Glycyrrhiza glabra* L., *Zygophyllum oxianum* Boiss. при участии в травяном покрове *Allium giganteum* Regel, *Poa bulbosa* и др. Эта локальная ценопопуляция мягкоплодника отличается высокой жизненностью и относительно стабильным семенным возобновлением.

3. Устюртско-Предустюртская популяция

На территории Северного и Северо-Западного Туркменистана мягкоплодник встречается в виде разрозненных немногочисленных ценопопуляций, часто находящихся друг от друга на расстоянии десятков и сотен километров. Его можно встретить на обрывистых склонах чинков и оврагов, в карстовых провалах, по руслам селевых потоков, у соленых родников, реже — на выровненных такыровидных участках. Произрастая совместно с кустарниковой растительностью и используя ее в качестве опоры, мягкоплодник образует компактные и относительно крупные куртины. Например, по наблюдениям Ш.И. Когана (1954), в урочище Демпе у соленого родника мягкоплодник произрастает в тугайном сообществе, в котором доминируют, занимая первый ярус, *Tamarix leptostachys* Bunge и *T.laxa* Willd. Во втором ярусе отмечены *Lycium ruthenicum* Murr., *Nitraria schoberi* L., *Suaeda microphylla* Pall. и травянистые растения *Alhagi persarum* Boiss. et Buhse, *Atriplex tatarica* L., *Salsola gossypina* Bunge. Подобное мы наблюдали и в селевом русле западнее колодца Кемаль, где по дну глубокого каньона в зарослях *Tamarix ramosissima, Lycium ruthenicum, Phragmites australis* и *Artemisia santolina* Schrenk нами обнаружено 18 кустов мягкоплодника в возрасте от 15 до 24 лет, с хорошей жизненностью, но слабо выраженным плодоношением; молодые особи и подрост отсутствовали.

Одна из характерных ценопопуляций мягкоплодника в такырном комплексе, обнаруженная по дороге от пос. Чагыл на колодец Кум-Себшен среди глинисто-щебнистой гипсоносной полынно-солянковой пустыни в сообществах черносаксауловой формации (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin), занимает площадь около 1 га. Мягкоплодник входит в состав сообществ, образуемых ксероморфными кустарниками и полукустарниками (*Tamarix* sp., *Lycium ruthenicum, Salsola orientalis* S.G.Gmel., *Anabasis salsa* (C.A.Mey.) Benth. ex Volkens, *A.eriopoda* (Schrenk) Benth. ex Volkens,

Atraphaxis spinosa, Artemisia kemrudica Krasch. и др.), а также однолетними и многолетними травами (*Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Acroptilon repens* (L.) DC., *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Ceratocephala falcata* (L.) Pers. и др.). Мягкоплодник растет в виде плотных куртин по 3—5 растений в каждой. В большей части это старые, но вполне жизнеспособные особи 90—120 см в диам. и 45—60 см выс. Около 10—12% от общего количества растений составляют молодые (8—10 лет) экземпляры и подрост. Сеянцев прошлого и текущего годов не отмечено.

В Предустюртье мягкоплодник изредка встречается и на песчаных массивах, где существует устойчивый режим увлажнения почвогрунтов. Так, в восточной части песков Кум-Себшен среди сообществ господствующей черносаксауловой формации нами обнаружена куртина мягкоплодника, приуроченная к сардобе — водосборной яме на такыровидной поверхности. Состав сопутствующей растительности включает в себя ряд рудеральных видов (*Peganum harmala* L., *Alhagi persarum, Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. и др.).

В Северном Туркменистане ценопопуляции мягкоплодника детально обследованы Е.Ю.Шубенкиной (1989, 1991). В северной и западной частях Сарыкамышской впадины и граничащих с ней районах юго-восточного Устюрта на площади около 10 тыс. км^2 обнаружены и описаны 23 местонахождения растения. Автором изучены 3 популяции мягкоплодника, удаленные друг от друга на 100—200 км, условно названные по местообитаниям: Бутентау (возвышенность), Карст и Бергенаша (урочища). Каждая популяция состоит из нескольких ценопопуляций, занимающих специфические местообитания (карстовые провалы, осыпи чинков, входы в пещеры и т.д.). В ценопопуляциях мягкоплодника находится от 2 до 100 особей (чаще 10—30). Развиваясь без опоры, мягкоплодник имеет форму куста 40—60 см выс., занимающего площадь около 1 м^2. При наличии опоры растение приобретает форму лиан, достигая 1.5—2 м выс. Всего в Северном Туркменистане зарегистрировано около 350 особей мягкоплодника критмолистного. Здесь по сравнению с другими природными районами местообитания мягкоплодника более ксерофитные; осадков выпадает менее 90, редко — 90—170 мм в год, чем обусловлены неполночленность его ценопопуляций, слабое семенное возобновление и чрезвычайно низкая выживаемость молодых растений. Самый важный и лимитирующий развитие мягкоплодника фактор — наличие доступной для него влаги. Поэтому самые оптимальные для мягкоплодника местообитания находятся в карстовых провалах, в которых скапливается влага осадков, а грунтовые воды залегают близко к поверхности почвы, что обеспечивает выживание вида даже во время самых засушливых сезонов. Относительная стабильность популяции в этом районе в большой мере зависит от наличия таких местообитаний (Шубенкина, 1989).

На северо-западе Туркменистана ценопопуляции мягкоплодника отмечены также у колодцев Декча, Туар, Кяфикшем, на чинках Эрсари-Баба, останцах Калаш-Баба, Каймат, а также в северном Прикарабогазье (урочище Чегали-Сор).

4. Каракумская популяция

В обширной Каракумской пустыне ценопопуляции мягкоплодника критмолистного встречаются в виде отдельных куртин главным образом среди элементов тугайной флоры, фрагментарно сохранившихся на Узбое или возникших вследствие хозяйственной деятельности человека в прошлом и настоящем.

Крупная ценопопуляция мягкоплодника находится в районе пресного оз. Ясхан (32 растения) и приурочена к первой и второй террасам Узбоя. Здесь мягкоплодник растет в зарослях *Tamarix leptostachys*, используя его как опору. В качестве сопутствующих мягкоплоднику видов можно отметить *Nitraria schoberi, Suaeda altissima* (L.) Pall., *S. arcuata* Bunge. На второй террасе, в зоне непосредственного контакта тугайного комплекса с песчаной пустыней, мягкоплодник произрастает совместно с *Tamarix leptostachys, Alhagi persarum, Peganum harmala*, а у подножия барханов — с

настоящими псаммофитами *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv. и *Ammodendron conollyi* Bunge.

На Ясхане обнаружены в основном старые, хорошо развитые растения мягкоплодника. Используя опору, они достигают 2—3 м выс., хорошо цветут и плодоносят. Их средний возраст 25—30 лет. Часть растений сохранилась с 1966 г., когда мы имели возможность впервые описать это сообщество. В настоящее время вся ценопопуляция мягкоплодника на Ясхане подвержена сильному антропогенному воздействию и нуждается в особой охране.

В 16 км к северо-востоку от Ясхана в районе оз. Топиатан находится еще одна ценопопуляция мягкоплодника, в которой насчитывается 19 особей, произрастающих на первой (совместно с *Tamarix leptostachys, Elaeagnus orientalis* L., *Lycium depressum* и *Phragmites australis*) и второй (совместно с *Tamarix leptostachys, Lycium ruthenicum* и *L. depressum*) террасах Узбоя. Все растения в хорошем состоянии, 120—200 см выс., обильно цветут и плодоносят. Их средний возраст — 15—18 лет. За все годы наблюдений ценопопуляции мягкоплодника на Узбое всходов и ювенильных растений мы не обнаружили.

Для Центральных Каракумов мягкоплодник до настоящего времени не указывался. Впервые он был найден в 16 км к северу от Бахардена у развалин крепости Шахирислам и описан нами. Здесь на такыре, окруженном песчаной пустыней со свойственной ей растительностью, мягкоплодник обнаружен в куртинах, образуемых *Tamarix florida* Bunge, *T. bungei* Boiss., *Lycium depressum, L. ruthenicum, Asparagus persicum* Baker, *Alhagi persarum*. На площади 10—12 га мы зафиксировали 105 растений мягкоплодника лианообразной формы, использующих в качестве опоры тамариск и дерезу. Растения мягкоплодника в отдельных случаях достигают 240, а в среднем — 120—150 см выс. Они обильно цветут, но плодоношение выражено очень слабо, так как приходится на самый жаркий и засушливый период года. Ценопопуляция состоит в основном из старых (20 лет и более), но вполне жизнеспособных растений. Подрост (возраст 3—4 года) составляет не более 7—8%. Проростков и однолетних растений мы не наблюдали, хотя влияние антропогенных факторов здесь сведено до минимума.

Таким образом, при изучении мягкоплодника критмолистного в Туркменистане выявлено, что его ценопопуляции чаще всего приурочены к сообществам ксеромезофильной древесно-кустарниковой растительности: на равнине — к типичным тугайным флороценотипам (роды *Populus* L., *Elaeagnus* L., *Tamarix* L., *Lycium* L., *Atraphaxis* L., *Asparagus* L., *Nitraria* L. и др.), в горах — к представителям петрофитно-разнотравно-древесно-кустарниковых группировок (роды *Acer* L., *Berberis* L., *Cerasus* Mill., *Atraphaxis* L., *Lonicera* L., *Lycium* L., *Hymenocrater* Fisch. et Mey., *Perovskia* Kar., *Artemisia* L. и др.).

Р.М. Мурзова (1958) справедливо замечает, что в историческом прошлом ареал мягкоплодника критмолистного был значительно шире. С изменением климата (он стал более континентальным и сухим) ареал растения резко сократился, и мягкоплодник сохранился лишь в отдельных, территориально разобщенных убежищах с более влажными условиями обитания.

Анализируя возрастной состав растений в различных частях ареала, например в Северном Туркменистане, можно заметить, что, как правило, крупные ценопопуляции мягкоплодника являются более молодыми, а мелкие — старыми. В том и другом случаях из-за отсутствия виргинильных особей ценопопуляции оказываются структурно неполночленными (Шубенкина, 1989).

Неполночленность ценопопуляций мягкоплодника свидетельствует о том, что благоприятных местообитаний для него в Туркменистане мало, а семенное возобновление — редкое и случайное явление, зависящее от многих факторов. В работе Шубенкиной (1989) показано, что семена мягкоплодника прорастают только во влажный год (осадков с осени до весны более 170 мм), но для хорошего развития молодых растений необходимо подряд 2—3 влажных или средних по влажности (90—170 мм осадков) года, что случается редко. Для выживания проростков необходимо также достаточное количество света при одновременном исключении высоких температур

(Мурзова, 1965). Наконец, в настоящее время немаловажное (часто решающее) значение приобретает антропогенный фактор, вносящий существенные негативные изменения в структуру и динамику ценопопуляций мягкоплодника.

Приуроченность ценопопуляций мягкоплодника к определенным абиотическим условиям обитания (при относительно слабой конкурентоспособности вида) ограничивает его естественное распространение вне пределов современного ареала. С другой стороны, присутствие растения на Северо-Западном Памиро-Алае свидетельствует о том, что в историческом прошлом вид был расселен значительно шире, когда на пустынных территориях Азии господствовал более влажный период. Современные же условия естественных местообитаний мягкоплодника не способствуют реализации потенциальных биологических возможностей растения. Поэтому мягкоплодник критмолистный, на наш взгляд, не только реликтовый, но и исчезающий вид, нуждающийся в охране и в этом статусе занесенный в «Красную книгу СССР». Пути сохранения мягкоплодника — его охрана, широкая интродукция и введение в культуру в качестве декоративного и нового ягодного растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бердыев Б.Б. О поясности растительного покрова Туркмено-Хорасанской горной провинции // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1990. № 6. С. 12—17. — *Камелин Р.В.* Ботанико-географические особенности флоры Советского Копетдага // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1451—1463. — *Коган Ш.И.* Растительность Южного Усть-Урта // Тр. Ин-та биол. АН ТССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. Т. 2. С. 54—76. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-ть, 1978. 460 с. — *Курбанов Дж.* Конспект флоры западных низкогорий и среднегорий Копетдага (Северо-Западный Копетдаг и другие низкогорья Западной Туркмении). Ашхабад: Ылым, 1988. 255 с. — *Михельсон О.А.* Географические особенности растительного покрова Бадхыза // Тр. Туркм. геогр. о-ва. 1958. Вып. 1. С. 118—147. — *Мищенко А.С.* Влияние температуры на прорастание семян некоторых деревьев и кустарников Копетдага // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1967. № 2. С. 38—44. — *Мищенко А.С.* Биологические особенности мягкоплодника в условиях Ашхабада // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1969. № 3. С. 84—85. — *Мурзова Р.М.* Мягкоплодник критмолистный (*Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C.A.Mey.) и биологические предпосылки к введению его в культуру: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1958. 16 с. — *Мурзова Р.М.* Новое ягодное растение мягкоплодник рассеченолистный // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1959. Сер. 6. Вып. 7. С. 144—146. — *Мурзова Р.М.* Мягкоплодник рассеченолистный и возможности введения его в культуру. Ташкент: Наука, 1965. 48 с. — *Никитин В.В., Гельдиханов А.М.* Определитель растений Туркменистана. Л.: Наука, 1988. 680 с. — *Родин Л.Е.* Растительность пустынь Западной Туркмении. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 309 с. — *Саркисова С.А.* Сем. *Zygophyllaceae* — Парнолистниковые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1983. Т. 7. С. 28—39. — *Сарыбаев Б.Ш.* Флора и растительность Восточного чинка Устюрта. Ташкент: Наука, 1981. 90 с. — *Тарасов Р.П.* Растительность Малых Балхан // Тр. Ин-та биол. АН ТССР. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. Т. 2. С. 5—44. — *Шубенкина Е.Ю., Malacocarpus crithmifolius (Peganaceae)* в Северной Туркмении и вопросы его охраны // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 515—518. — *Шубенкина Е.Ю.* Динамика популяций мягкоплодника критмолистного в условиях пустыни // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1991. № 1. С. 66—68.

Институт ботаники АН Туркменистана
Ашхабад

Получено 26 VIII 1991

УДК 581.9 (574.12) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, №11

И.Н. Сафронова

СПИСОК СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ МАНГЫШЛАКА

I.N. SAFRONOVA. THE LIST OF VASCULAR PLANTS OF MANGYSHLAK

Впервые для всей территории Мангышлака (от п-ова Бузачи на севере до залива Кара-Богаз-Гол на юге и плато Устюрт на востоке) составлен список сосудистых растений, включающий в себя 616 видов. Для каждого вида указаны жизненная форма, эдафотип, встречаемость и широтное распространение в пределах Мангышлака, приведена ссылка на литературный источник, в котором данный вид впервые приводился для региона.

Мангышлак, расположенный на восточном берегу Каспийского моря между 45 и 42° с.ш. в пределах Ирано-Туранской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области, до последнего времени оставался регионом, для которого был неизвестен количественный состав сосудистых растений. У.К.Кисыков (1955) опубликовал список флоры, состоящий из 371 вида, только для части территории — для Горного Мангышлака. Основываясь на этом списке, мы дополнили его, первоначально — при просмотре целого ряда литературных источников (Русанов, 1949; Голоскоков, Поляков, 1955; Флора Казахстана, 1956—1966; Определитель..., 1968—1987; Скворцов, 1968; Иллюстрированный..., 1969, 1972; Мусаев, 1969; Таганов, 1969; Еленевский, 1978; Сафина, Пименов, 1984; Никитин, Гельдиханов, 1988). Во «Флоре Казахстана» (1956) Мангышлак, бóльшая часть которого входит в Казахстан, включен в несколько флористических районов: Бузачи (13а), Мангышлак (13б), Северный Устюрт (13) и Южный Устюрт (19). Мы к Мангышлаку относим пространство, ограниченное на востоке западным чинком плато Устюрт и на юге — северным берегом залива Кара-Богаз-Гол, т.е. включаем лишь западные части районов 13 и 19 «Флоры Казахстана». Из растений, встречающихся в этих районах, были отобраны те виды, нахождение которых на Мангышлаке подтверждалось материалами, хранящимися в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН), или новыми, собранными автором статьи.[1] Виды, указанные для районов 13а и 13б, включены в общий список флоры и при отсутствии их в коллекциях.

В Гербарии БИН было обнаружено 34 вида, неопубликованных ранее; из них один — *Corispermum nitidum* — был найден Бекером в 1869 г.; 18 — В.А.Дубянским в 1906 г.; в 1926 г. на Мангышлаке работали Ф.Н.Русанов и М.Д.Спиридонов, их сборы добавили 14 видов в общий список; 1 вид — *Atriplex aucheri* — обнаружил Л.Е.Родин в 1944 г.

Во флористических сводках отсутствовало еще 4 вида — *Ephedra strobilacea, Iris songarica, Calligonum aphyllum, Artemisia lessingiana*, на картах ареалов которых (Мусаев, 1969; Таганов, 1969) отмечены местонахождения на Мангышлаке.

Автором статьи в регионе собран большой гербарный материал (2700 листов), который позволил пополнить список 91 видом и для нескольких видов расширить ареал в пределах рассматриваемой территории.

В представленном далее списке флоры (см. таблицу) семейства расположены по системе Энглера. Внутри семейств роды и виды помещены по алфавиту. Названия семейств и видов даны преимущественно в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1981). Для каждого вида указаны жизненная форма, эдафотип, встречаемость и широтное распространение на Мангышлаке,[2] дана ссылка на источник, согласно которому данный вид впервые приводится для региона.

Следует подчеркнуть, что, отмечая встречаемость, мы констатируем лишь присутствие вида, не учитывая его обилия и роли в растительном покрове.

[1]Благодарю сотрудников БИН, помогавших мне в определении растений, В.М.Виноградову, Т.В.Егорову, С.С.Иконникова, Р.В.Камелина, Г.Ю.Конечную, Н.Н.Цвелева, О.В.Черневу. Особенно большую помощь мне оказал В.П.Бочанцев.

[2]Мангышлак по характеру растительного покрова делится на две широтные полосы — средних и южных пустынь, граница между которыми проходит примерно по 43°30′ с. ш. (Сафронова, 1991).

	Виды	I	II	III	IV	V
	Equisetaceae					
1	*Equisetum ramosissimum* Desf.	мн	э	ср	3	К
	Ephedraceae					
2	*Ephedra aurantica* Takht. et Pachom.	кчк	п	ср, ю	5	Ср. А., 1968
3	*E. distachya* L.	кчк	п	ср	3	К
4	*E. lomatolepis* Schrenk	к	пс	ср, ю	1	К
5	*E. strobilacea* Bunge	к	пс	ср, ю	3	М
	Typhaceae					
6	*Typha angustifolia* L.	мн	в	ср	1	К
7	*T. laxmannii* Lepech.	мн	в	ср	2	К
	Potamogetonaceae					
8	*Potamogeton pectinatus* L.	мн	в	ср	2	К
9	*P. pusillus* L.	мн	в	ср	1	К
	Ruppiaceae					
*10	*Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande	мн	в	ср	1	Каз., 1956
	Zannichelliaceae					
*11	*Zannichellia major* Boenn. ex Reichenb.	мн	в	ср	1	Каз., 1956
12	*Z. pedunculata* Reichenb.	мн	в	ср	2	К
	Zosteraceae					
13	*Zostera noltii* Hornem.	мн	в	ср	1	К
	Juncaginaceae					
14	*Triglochin palustre* L.	мн	увл	ср	2	К
	Poaceae					
15	*Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski	мн	п	ср	3	К
16	*A. splendens* (Trin.) Nevski	мн	г	ср	3	К
17	*Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl.	мн	э	ср	3	К
18	*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. var. *dasyphyllum* Roshev.	мн	э	ср	2	К
19	*A. fragile* (Roth) P. Candargy	мн	п, пс	ср, ю	5	К
20	*A. pectinatum* (Bieb.) Beauv.	мн	п	ср	1	К
21	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	мн	г	ср	1	К
22	*Anisantha tectorum* (L.) Nevski	эф	пс, псп	ср, ю	5	К
23	*Aristida heymannii* Regel	о	п	ср	1	К
24	*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng	мн	п	ср	1	К
25	*Bromus japonicus* Thunb.	о	п	ср	3	Каз., 1956
26	*B. oxyodon* Schrenk	о	сор	ср	1	С
27	*B. squarrosus* L.	о, дв	п, пс	ср	4	К
28	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	мн	пс	ср	3	К
29	*Catabrosella humilis* (Bieb.) Tzvel.	мн	п	ср, ю	5	К
30	*Crypsis aculeata* (L.) Ait.	о	г	ср	1	Ср. А., 1968
*31	*C. alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad.	о	э	ср	1	Каз., 1956
*32	*C. schoenoides* (L.) Lam.	о	э	ср	1	Каз., 1956
33	*Cynodon dactylon* (L.) Pers.	мн	пс	ср	2	К
34	*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.	о	сор	ср	1	Каз., 1956
35	*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.	о	сор	ср	2	К
36	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	мн	э	ср	2	К
37	*Eragrostis collina* Trin.	мн	п	ср	3	К

	Виды	I	II	III	IV	V
38	*E.minor* Host	о	пс	ср	3	К
39	*Eremopyrum bonaepartis* (Spreng.) Nevski	эф	псп, пс	ср	1	С
40	*E.orientale* (L.) Jaub. et Spach	эф	э	ср, ю	5	К
41	*E.triticeum* (Gaertn.) Nevski	эф	г	ср, ю	3	К
42	*Festuca regeliana* Pavl.	мн	г	ср	1	К
43	*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link	мн	г	ср	1	К
44	*Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel.	мн	г	ср	1	К
45	*L.racemosus* (Lam.) Tzvel.	мн	пс	ср	3	К
46	*L.ramosus* (Trin.) Tzvel.	мн	г	ср	1	Каз., 1956
47	*Loliolum subulatum* (Banks et Soland.) Eig	эф	п	ю	1	С
48	*Melica taurica* C. Koch	мн	п	ср	2	К
49	*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	мн	э	ср, ю	3	К
50	*Poa angustifolia* L.	мн	п	ср	1	С
51	*P.bulbosa* L.	мн	п	ср, ю	5	К
52	*Polypogon fugax* Nees ex Steud.	о	г	ср	1	К
53	*P.monspeliensis* (L.) Desf.	о	г	ср	1	К
54	*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski	мн	г	ср	1	К
55	*P.lanuginosa* (Trin.) Nevski	мн	гп	ср	3	К
56	*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.	мн	г	ср	3	К
*57	*P.poecilantha* (C. Koch) Grossh.	мн	г	ср	1	Ср. А., 1968
58	*P.sclerodes* V.Krecz.	мн	г	ср	1	С
59	*Schismus arabicus* Nees	о	э	ср	1	К
60	*Secale sylvestre* Host	о	пс	ср	2	К
61	*Setaria verticillata* (L.) Beauv.	о	сор	ср	1	Каз., 1956
62	*S.viridis* (L.) Beauv.	о	сор	ср	2	К
63	*Stipa capillata* L.	мн	п	ср	1	К
64	*S.caspia* C. Koch	мн	пс, п	ср, ю	5	К
65	*S.caucasica* Schmalh.	мн	п	ср	3	К
66	*S.hohenackerana* Trin. et Rupr.	мн	пс	ср	1	К
67	*S.lessingiana* Trin. et Rupr.	мн	п	ср	2	К
68	*S.pseudocapillata* Roshev.	мн	п	ср	1	К
69	*S.sareptana* A. Beck.	мн	псп	ср	3	К
70	*Stipagrostis karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel.	мн	пс	ср	1	К
71	*S.pennata* (Trin.) de Winter	мн	пс	ср, ю	3	К
72	*Tragus racemosus* (L.) All.	о	сор	ср	1	Каз., 1956
73	*Trisetaria cavanillesii* (Trin.) Maire	о	пс, п	ср, ю	1	С
74	*Vulpia persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr.	о	п	ю	1	С
	Cyperaceae					
75	*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla	мн	увл	ср	2	К
*76	*B.planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor.	мн	увл	ср	1	Ср. А., 1976
77	*B.popovii* Egor.	мн	увл	ср	2	К
78	*Carex diluta* Bieb.	мн	г	ср	2	К
79	*C.physodes* Bieb.	мн	пс	ср, ю	5	К
80	*C.songorica* Kar. et Kir.	мн	увл	ср	1	К
81	*Cyperus fuscus* L.	о	увл	ср	1	К
82	*Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.	мн	увл	ср	2	К
*83	*Juncellus pannonicus* (Jacq.) Clarke	о	увл	ср	1	Ср. А., 1976
*84	*Scirpus hippolyti* V. Krecz.	мн	увл	ср	1	Каз., 1958
85	*S.tabernaemontani* C.C. Gmel.	мн	в	ср	2	К

	Виды	I	II	III	IV	V
	Juncaceae					
86	*Juncus articulatus* L.	мн	увл	ср	2	К
87	*J.bufonius* L.	о	увл	ср	2	К
88	*J.compressus* Jacq.	мн	увл	ср	2	К
89	*J.gerardii* Loisel.	мн	увл	ср	2	Ср. А., 1968
	Liliaceae					
90	*Eremurus anisopterus* (Kar. et Kir.) Regel	мн	пс	ср	1	С
91	*E.inderiensis* (Stev.) Regel	мн	пс	ср	1	Д
92	*Gagea reticulata* (Pall.) Schult. et Schult. fil.	мн	п	ср, ю	5	Д
93	*Rhinopetalum karelinii* Fisch. ex Alexand.	мн	э	ср, ю	5	К
94	*Tulipa sogdiana* Bunge	мн	э	ср, ю	3	С
	Alliaceae					
95	*Allium albanum* Grossh.	мн	п	ср	3	Каз., 1958
96	*A.borszczowii* Regel	мн	п, пс	ср	3	К
97	*A.caspium* (Pall.) Bieb.	мн	э	ср, ю	3	С
98	*A.delicatulum* Siev. ex Schult. et Schult. fil.	мн	э	ср	2	К
99	*A.iliense* Regel	мн	п	ю	1	С
100	*A.sabulosum* Stev. ex Bunge	мн	пс, п	ср, ю	5	К
	Asparagaceae					
101	*Asparagus breslerianus* Schult. et Schult. fil.	мн	э	ср, ю	3	К
102	*A.inderiensis* Blum ex Pacz.	мн	э	ср	2	К
103	*A.pallasii* Miscz.	мн	г	ср	1	С
104	*A.persicus* Baker	мн	э	ср	2	К
	Amaryllidaceae					
105	*Ixioliron tataricum* (Pall.) Herb.	мн	п	ср	1	С
	Iridaceae					
106	*Iris songarica* Schrenk	мн	псп	ср	2	Т
107	*I.tenuifolia* Pall.	мн	пс, псп	ср	5	К
	Salicaceae					
108	*Salix exelsa* S.G.Gmel.	к	увл	ср	1	К
109	*Populus italica* (Du Roi) Moench	д	увл	ср	1	К
	Moraceae					
110	*Morus alba* L.	д	увл	ср	2	К
	Polygonaceae					
111	*Atraphaxis replicata* Lam.	к	п, пс	ср, ю	5	К
112	*A.spinosa* L.	к	п, пс	ср, ю	1	Каз., 1960
113	*Calligonum aphyllum* (Pall.) Querke	к	пс	ср, ю	2	М
114	*C.caput-medusae* Schrenk	к	пс	ср, ю	5	Д
115	*C.junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. (subsp. *ludmilae* Sosk.; subsp. *junceum* Sosk.; subsp. *junceum* × × *ludmilae* Sosk.)	к	э	ср, ю	5	К
116	*C.leucocladum* (Schrenk) Bunge	к	пс	ср, ю	5	К
*117	*Polygonum acerosum* Ledeb. ex Meissn.	о	п	ср	1	Каз., 1960
118	*P.acetosum* Bieb.	о	э	ср	1	К
119	*P.aviculare* L.	о	сор	ср	1	К
120	*P.convolvulus* L.	о	э	ср	1	Каз., 1960

	Виды	I	II	III	IV	V
121	*P.minus* Huds.	о	п	ср	1	К
122	*P.patulum* Bieb.	о	э	ср	3	К
123	*Rheum tataricum* L.	мн	а	ср	3	Каз., 1960
*124	*Rumex caucasicus* Rech. fil.	мн	увл	ср	1	Ср. А., 1971
125	*R.crispus* L.	мн	увл	ср	1	К
126	*Rumex marschallianus* Reichenb.	о	п	ср	1	С
127	*R.syriacus* Meissn.	мн	сор	ср	1	К
128	*R.ucrainicus* Fisch. ex Spreng.	мн	сор	ср	1	К
	Chenopodiaceae					
129	*Agriophyllum lateriflorum* (Lam.) Moq.	о	э	ю	2	Р
130	*A.squarrosum* (L.) Moq.	о	пс	ср	2	Сп
131	*Anabasis aphylla* L.	пчк	гпс, а	ср, ю	5	К
132	*A.brachiata* Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir.	пчк	п	ср, ю	5	К
133	*A.ebracteolata* Korov. ex Botsch.	пчк	п	ср	1	С
134	*A.eriopoda* (Schrenk) Benth. ex Volkens	пчк	э	ср, ю	3	К
135	*A.salsa* (C.A.Mey) Benth. ex Volkens	пчк	э	ср, ю	5	К
136	*A.truncata* (Schrenk) Bunge	пчк	п	ср	2	С
137	*Arthrophytum lehmannianum* Bunge	пчк	п	ср	3	К
138	*Atriplex aucheri* Moq.	о	п	ср	2	Ро
139	*A.cana* C.A.Mey.	пчк	г	ср	2	К
140	*A.dimorphostegia* Kar. et Kir.	о	э	ср, ю	2	К
141	*A.nitens* Schkuhr	о	г	ср.	2	Р
142	*A.patens* (Litv.) Iljin	о	г	ср	1	С
143	*A.sphaeromorpha* Iljin	о	сор	ср	2	К
144	*A.tatarica* L.	о	г	ср, ю	3	К
145	*Bassia hyssopifolia* (Pall.) O.Kuntze	о	г	ср	2	С
146	*Bienertia cycloptera* Bunge	о	г	ср	1	С
147	*Camphorosma lessingii* Litv.	пчк	г	ср	3	К
148	*Ceratocarpus arenarius* L.	о	э	ср	5	Д
149	*C.utriculosus* Bluk.	о	э	ср, ю	5	К
150	*Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn.	пк	пс, п	ср	5	К
151	*Chenopodium album* L.	о	сор	ср	2	К
152	*Ch.botrys* L.	о	э	ср	2	К
153	*Ch.glaucum* L.	о	г	ср	1	К
154	*Ch.strictum* Roth	о	сор	ср	2	К
155	*Climacoptera affinis* (C.A.Mey.) Botsch.	о	г	ср	2	Р
156	*C.aralensis* (Iljin) Botsch.	о	г	ср	2	Каз., 1960
157	*C.brachiata* (Pall.) Botsch.	о	г	ср, ю	5	К
158	*C.crassa* (Bieb.) Botsch.	о	г	ср	2	К
159	*C.ferganica* (Drob.) Botsch.	о	г	ср, ю	3	Д
160	*C.kasakorum* (Iljin) Botsch.	о	г	ср	2	К
161	*C.lanata* (Pall.) Botsch.	о	г	ср, ю	3	К
162	*Corispermum aralo-caspicum* Iljin	о	пс	ср	3	К
163	*C.laxiflorum* Schrenk	о	пс	ср	2	Д
164	*C.lehmannianum* Bunge	о	пс	ср	1	С
165	*C.nitidum* Kit.	о	пс	ср	1	Б
166	*C.orientale* Lam.	о	пс	ср	2	С
167	*Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl	о	э	ср, ю	2	К
168	*Halimocnemis karelinii* Moq.	о	э	ср, ю	4	К
169	*H.longifolia* Bunge	о	э	ср, ю	2	Р
170	*H.sclerosperma* (Pall.) C.A.Mey.	о	э	ср, ю	2	К
171	*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.	пчк	г	ср, ю	5	К

	Виды	I	II	III	IV	V
172	*Halogeton arachnoides* Moq.	о	э	ср	2	К
173	*H.glomeratus* (Bieb.) C.A.Mey.	о	э	ср	3	К
174	*Halostachys caspica* (Bieb.) C.A.Mey.	пчк	г	ср, ю	3	К
*175	*Halothamnus glauca* (Bieb.) Aell.	пк	гп	ср, ю	1	Каз., 1960
176	*H.subaphylla* (C.A.Mey.) Aell.	пк	э	ср	2	К
177	*H.turcomanicus* Botsch.	пк	э	ср	1	С
178	*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin	к	э	ср, ю	3	К
179	*H.persicum* Bunge ex Boiss. et Buhse	к	пс	ср, ю	3	Д
180	*Horaninovia animala* (C.A.Mey.) Moq.	о	э	ср	1	Каз., 1960
181	*H.ulicina* Fisch. et Mey.	о	пс	ср	2	К
182	*Iljinia regelii* (Bunge) Korov.	пчк	гп	ср, ю	2	К
183	*Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb.	пчк	г	ср, ю	3	К
184	*K.foliatum* (Pall.) Moq.	пчк	г	ср, ю	2	Сп
185	*Kirilowia eriantha* Bunge	о	сор	ср	2	К
186	*Kochia iranica* Bornm.	о	г	ср, ю	2	К
187	*K.odontoptera* Schrenk	о	пс	ю	2	Р
188	*K.prostrata* (L.) Schrad.	пчк	э	ср	3	К
189	*Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge	пчк	гп	ср, ю	5	К
190	*Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge	о	г	ср	3	К
191	*P.brachyphylla* (Bunge) Iljin	о	г	ср	1	Сп
192	*P.glaucescens* (Bunge) Iljin	о	г	ср, ю	3	К
193	*P.hirsutissima* (Bunge) Iljin	о	г	ср	1	Каз., 1960
194	*P.sibirica* (Pall.) Bunge	о	г	ср	2	К
195	*Salicornia europaea* L.	о	г	ср	2	К
196	*Salsola arbuscula* Pall.	к	п, пс	ср, ю	5	К
197	*S.arbusculiformis* Drob.	пк	п	ср	2	К
198	*S.australis* R.Br.	о	г	ср	2	К
199	*S.chiwensis* M. Pop.	пк	гп	ср	2	Р
200	*S.dendroides* Pall.	пчк	г	ср	3	К
201	*S.gemmascens* Pall.	пчк	э	ю	5	К
202	*S.gossypina* Bunge	о	гп	ср	2	Р
203	*S.foliosa* (L.) Schrad.	о	г	ср, ю	3	К
204	*S.kopetdaghensis* (Botsch.) Botsch.	пчк	п	ю	1	С
205	*S.nitraria* Pall.	о	г	ср, ю	3	К
206	*S.orientalis* S.G.Gmel.	пчк	э	ср, ю	5	К
207	*S.paulsenii* Litv.	о	пс	ср, ю	3	К
208	*S.praecox* Litv.	о	пс	ср, ю	2	Р
209	*S.richteri* (Moq.) Kar. ex Litv.	к	пс	ю	1	Каз., 1960
210	*S.tamariscina* Pall.	о	г	ср	2	К
211	*Suaeda acuminata* (C.A.Mey.) Moq.	о	г	ср	3	С
212	*S.altissima* (L.) Pall.	о	г	ср	3	К
213	*S.confusa* Iljin	о	г	ср	1	К
214	*S.dendroides* (C.A.Mey.) Moq.	пчк	г	ср	3	К
215	*S.kossinskyi* Iljin	о	г	ср, ю	2	С
216	*S.linifolia* Pall.	о	г	ср	3	К
217	*S.microphylla* Pall.	пчк	г	ср, ю	3	К
218	*S.physophora* Pall.	пчк	г	ср	3	К
219	*S.salsa* (L.) Pall.	о	г	ср, ю	3	К
	Amaranthaceae					
220	*Amaranthus blitoides* S.Wats.	о	сор	ср	2	К
221	*A.cruentus* L.	о	сор	ср	2	К

	Виды	I	II	III	IV	V
	Caryophyllaceae					
222	*Acanthophyllum borsczowii* Litv.	мн	пс	ср, ю	2	Каз., 1960
223	*A. brevibracteatum* Lipsky	мн	п, пс	ср, ю	5	Каз., 1960
224	*A. korolkowii* Regel et Schmalh.	мн	пс	ср, ю	2	Каз., 1960
225	*Arenaria leptoclados* (Reichenb.) Guss.	о	п	ср	2	Д
226	*A. serpyllifolia* L.	о	п	ср	2	К
227	*Gypsophila diffusa* Fisch. et Mey. ex Rupr.	мн	п	ср	5	К
*228	*G. heteropoda* Freyn et Sint.	о	пс, п	ср	1	Каз., 1960
*229	*G. linearifolia* (Fisch. et Mey.) Boiss.	о	п	ср	1	Каз., 1960
230	*G. paniculata* L.	мн	пс	ср	3	К
231	*G. perfoliata* L.	мн	г	ср	2	С
*232	*G. spathulifolia* Fenzl.	о	п	ср	1	Каз., 1960
233	*Holosteum glutinosum* (Bieb.) Fisch. et Mey.	эф	э	ср, ю	5	К
234	*Melandrium viscosum* (L.) Čelak.	дв	п	ср	2	К
235	*Minuartia regeliana* (Trautv.) Mattf.	о	г	ср	1	С
236	*Queria hispanica* L.	о	п	ср	2	Каз., 1960
237	*Silene cyri* Schischk.	дв	п	ср, ю	5	К
238	*S. nana* Kar. et Kir.	о	пс	ср	1	С
239	*S. suffrutescens* Bieb.	пчк	п	ср	5	К
240	*Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl	о	г	ср	2	К
241	*S. diandra* (Guss.) Heldr. et Sart.	о	г	ср, ю	4	К
242	*S. maritima* (All.) Chiov.	мн	г	ср	4	К
243	*Stellaria media* (L.) Vill.	о	сор	ср	1	С
	Ceratophyllaceae					
244	*Ceratophyllum demersum* L.	о	в	ср	1	К
	Ranunculaceae					
245	*Adonis parviflora* Fisch. ex DC.	о	э	ср	1	С
*246	*Batrachium pachycaulum* Nevski	мн	в	ср	1	К
247	*Ceratocephala falcata* (L.) Pers.	эф	пс	ср	1	С
248	*C. testiculata* (Crantz) Bess.	эф	э	ср, ю	5	К
249	*Clematis orientalis* L.	мн	э	ср	2	Каз., 1961а
250	*Consolida camptocarpa* (Fisch. et Mey.) Nevski	эф	пс	ср, ю	3	Д
251	*C. divaricata* (Ledeb.) Schröding.	о	сор	ср	2	К
252	*C. rugulosa* (Boiss.) Schröding.	эф	э	ср, ю	5	Ср. А., 1972
253	*Delphinium puniceum* Pall.	мн	п	ср	1	К
254	*Ranunculus platyspermus* Fisch. ex DC.	мн	э	ср	3	К
255	*R. sceleratus* L.	о, дв	а	ср	1	К
	Berberidaceae					
256	*Leontice incerta* Pall.	мн	а	ср, ю	2	К
	Papaveraceae					
257	*Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph	о	сор	ср	2	К
258	*Papaver litwinowii* Fedde ex Boenm.	о	п	ср	3	Каз., 1961а
259	*P. pavoninum* Schrenk	о	э	ср	2	С
260	*Roemeria hybrida* (L.) DC.	о	п, пс	ср, ю	3	К
261	*R. refracta* DC.	о	э	ср	2	С
	Hypecoaceae					
262	*Hypecoum parviflorum* Kar. et Kir.	эф	э	ср, ю	3	К
263	*H. trilobum* Trautv.	эф	г	ср	1	К

	Виды	I	II	III	IV	V
	Fumariaceae					
264	*Fumaria parviflora* Lam.	о	п	ср	3	Каз., 1961а
265	*F. vaillantii* Loisel.	о	п	ср	2	К
	Capparidaceae					
266	*Capparis herbacea* Willd.	мн	э	ср, ю	4	К
	Brassicaceae					
267	*Alyssum dasycarpum* Steph.	эф	э	ср	1	Каз., 1961а
268	*A. turkestanicum* Regel et Schmalh.	о	п	ср, ю	5	К
269	*Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch	эф	э	ср, ю	4	К
270	*Arabis auriculata* Lam.	о	п	ср	1	С
271	*Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.	дв	сор	ср	2	К
272	*Camelina sylvestris* Wallr.	эф	п, пс	ср	2	С
273	*Cardaria draba* (L.) Desv.	мн	э	ср	4	К
274	*C. pubescens* (C.A.Mey.) Jarm.	мн	п	ср	2	К
275	*Chorispora tenella* (Pall.) DC.	эф	э	ср	4	Каз., 1961а
*276	*Crambe cretacea* (Czerniak.) Czerniak.	мн	п	ср	1	Ср. А., 1974
277	*C. edentula* Fisch. et Mey. ex Korshc.	мн	п	ср, ю	5	К
278	*Cryptospora falcata* Kar. et Kir.	эф	а	ср	1	К
279	*Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl	о	э	ср	3	К
280	*Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex Bieb.) Trautv.	эф	э	ср, ю	5	Каз., 1961а
281	*Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet	дв, мн	сор	ср	1	К
282	*Erysimum versicolor* Andrz.	дв	п	ср	1	С
283	*Euclidium syriacum* (L.) R.Br.	о	э	ср	2	К
284	*Goldbachia laevigata* (Bieb.) DC.	эф	э	ср	2	К
285	*G. pendula* Botsch.	эф	п	ср	1	С
286	*Hymenolobus procumbens* (L.) Fourr.	эф	э	ср	2	С
287	*Isatis minima* Bunge	о	пс	ср	2	Каз., 1961а
288	*I. violascens* Bunge	о	пс	ср	1	С
289	*Lachnoloma lehmannii* Bunge	о	э	ср, ю	2	К
290	*Lepidium aucheri* Boiss.	эф	а	ср	1	С
291	*L. crassifolium* Waldst. et Kit.	мн	г	ср	1	К
292	*L. latifolium* L.	мн	г	ср	2	К
293	*L. perfoliatum* L.	о, дв	а	ср, ю	3	К
294	*L. pinnatifidum* Ledeb.	о, дв	г	ср	1	К
295	*L. ruderale* L.	о, дв	э	ср	2	Каз., 1961а
296	*L. affine* Ledeb.	мн	г	ср	1	К
297	*L. subcordatum* Botsch. et Vved.	мн	г	ср	1	С
298	*Leptaleum filifolium* (Willd.) DC.	эф	э	ср, ю	5	К
299	*Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavl.	эф	п	ср	2	Каз., 1961а
300	*Matthiola chenopodiifolia* Fisch. et Mey.	о	э	ср	2	К
301	*M. fragrans* Bunge	мн	п	ср	2	К
302	*M. robusta* Bunge	мн	п	ср, ю	4	К
303	*M. superba* Conti	мн	п	ср	2	К
304	*M. tatarica* (Pall.) DC.	мн	п	ср	1	С
305	*Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.). B.Fedtsch.	мн	а	ср, ю	2	С
306	*Meniocus linifolius* (Steph.) DC.	эф	э	ср	5	К
307	*Pachypterygium multicaule* (Kar. et Kir.) Bunge	о	э	ю	3	Каз., 1961а
308	*Sameraria armena* (L.) Desv.	эф	э	ср	1	Каз., 1961а
*309	*Sinapis arvensis* L.	о	сор	ср	1	Каз., 1961а
310	*Sisymbrium altissimum* L.	о, дв	п, пс	ср	2	С

	Виды	I	II	III	IV	V
311	*S.subspinescens* Bunge	мн	п	ср, ю	2	Ср. А., 1974
*312	*Spirorhynchus sabulosus* Kar. et Kir.	эф	пс	ср	1	Каз., 1961а
*313	*Sterigmostemum tomentosum* (Willd.) Bieb.	эф	э	ср	1	Каз., 1961а
314	*Strigosella africana* (L.) Botsch.	о	э	ср, ю	5	К
315	*S.brevipes* (Bunge) Botsch.	о	пс, псп	ср, ю	5	С
316	*S.circinata* (Bunge) Botsch.	дв	пс	ср	1	С
317	*S.grandiflora* (Bunge) Botsch.	эф	пс, п	ср	2	С
318	*S.hispida* (Litv.) Botsch.	о	п	ср	2	Каз., 1961а
319	*S.intermedia* (C.A.Mey.) Botsch.	о	э	ср, ю	4	К
320	*S.scorpioides* (Bunge) Botsch. ex Fisch. et Mey.	о	э	ср, ю	5	К
321	*S.stenopetala* (Bernh.) Botsch.	о	э	ср	1	С
322	*S.turkestanica* (Litv.) Botsch.	о	г	ср	1	К
323	*Syrenia siliculosa* (Bieb.) Adrz.	дв	пс, псп	ср	5	К
324	*Tetracme quadricornis* (Steph.) Bunge	эф	э	ср, ю	5	К
325	*T.recurvata* Bunge	о	пс	ср	1	С
*326	*Torularia contortuplicata* (Steph.) O.E.Schulz	о, дв	э	ср	1	Каз., 1961а
327	*T.dentata* (Freyn et Sint.) Kitam.	о	п	ср	1	К
328	*T.torulosa* (Desf.) O.E.Schulz	эф	э	ср, ю	5	Каз., 1961а
	Rosaceae					
329	*Crataegus ambigua* C.A.Mey. ex A.Beck.	к	п	ср	3	К
330	*Potentilla pedata* Nestl.	мн	п	ср	3	К
331	*P.supina* L.	о, дв	увл	ср	3	К
332	*Rubus caesius* L.	к	увл	ср	3	К
	Fabaceae					
333	*Alchagi persarum* Boiss. et Buhse	мн	э	ср	1	Каз., 1961б
334	*A.pseudalhagi* (Bieb.) Fisch.	мн	э	ср	5	К
335	*Ammodendron eichwaldii* Ledeb.	к	пс	ю, ср	2	С
336	*Ammothamnus songoricus* (Schrenk) Lipsky ex Pavl.	пчк	пс	ю	1	С
337	*Astragalus ammodendron* Bunge	к	пс	ср, ю	5	К
338	*A.ankylotus* Fisch. et Mey.	о	э	ср	1	К
339	*A.arpilobus* Kar. et Kir.	о	пс	ср	2	К
340	*A.brachypus* Schrenk	пк	пс	ср	2	К
*341	*A.campylorrhynchus* Fisch. et Mey.	о	п	ср	1	Каз., 1961б
342	*A.commixtus* Bunge	о	э	ср, ю	1	К
343	*A.erioceras* Fisch. et Mey. ex Ledeb.	мн	э	ср, ю	5	К
*344	*A.filicaulis* Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir.	о	э	ср	1	Каз., 1961б
345	*A.flexus* Fisch.	мн	пс	ср	2	С
346	*A.karakugensis* Bunge	пк	пс	ср, ю	5	Каз., 1961б
347	*A.lasiophyllus* Ledeb.	мн	э	ср,ю	5	К
348	*A.lehmannianus* Bunge	мн	пс	ср, ю	5	К
349	*A.longipetalus* Chater	мн	пс, п	ср	3	К
350	*A.onobrychis* L.	мн	э	ср	1	С
351	*A.oxyglottis* Stev. ex Bieb.	о	э	ср, ю	5	К
352	*A.scabrisetus* Bong.	мн	пс	ср, ю	5	К
353	*A.stalinskyi* Üirj.	о	п	ср	1	Каз., 1961б
354	*A.tribuloides* Delile	эф	э	ср	5	К
355	*A.turcomanicus* Bunge	пк	п, пс	ср	5	К
356	*A.ustiurtensis* Bunge	мн	э	ср. ю	5	К
357	*Caragana grandiflora* (Bieb.) DC.	к	п	ср, ю	5	К
358	*Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey.	к	пс	ср	3	К

	Виды	I	II	III	IV	V
359	*Ewersmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B.Fedtsch.	к	п	ср	1	С
360	*Glycyrrhiza aspera* Pall.	мн	а	ср	3	К
*361	*G.korshinskyi* Grig.	мн	а	ср	1	Каз., 1961б
362	*Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss.	к	э	ср	1	К
*363	*Lathyrus incurvus* (Roth) Roth	мн	э	ср	1	Каз., 1961б
364	*Medicago caerulea* Less. ex Ledeb.	мн	п	ср	3	К
365	*M.sativa* L.	мн	сор	ср	3	К
*366	*M.trautvetteri* Sumn.	мн	э	ср	1	Ср. А., 1981
367	*Melilotus albus* Medik.	дв, о	сор	ср	2	К
368	*M.officinalis* (L.) Pall.	дв	сор	ср	2	К
369	*Meristotropis triphylla* (Fisch. et Mey.) Fisch. et Mey.	мн	п	ср	4	Каз., 1961б
*370	*Onobrychis tanaitica* Spreng.	мн	п	ср	1	Каз., 1961б
371	*Trifolium flagiferum* L.	мн	увл	ср	1	К
372	*Trigonella arcuata* C.A.Mey.	о	э	ср	4	К
373	*T.cancellata* Desf. ex Pers.	о	э	ср	3	Каз., 1961б
374	*T.orthoceras* Kar. et Kir.	о	п	ср	2	С
	Biebersteiniaceae					
375	*Biebersteinia multifida* DC.	мн	п	ср	2	К
	Geraniaceae					
*376	*Erodium ciconium* (L.) L'Hér.	о	э	ср	1	Ср. А., 1983
377	*E.cicutarium* (L.) L'Hér.	о	э	ср, ю	3	К
378	*E.oxyrhynchum* Bieb.	о, дв	п, пс	ср	2	К
379	*Geranium transversale* (Kar. et Kir.) Vved.	мн	п	ср	1	С
	Peganaceae					
380	*Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C.A.Mey.	к	п	ср	2	К
381	*Peganum harmala* L.	мн	э	ср, ю	5	К
	Zygophyllaceae					
382	*Tetradiclis tenella* (Ehrenb.) Litv.	о	п	ю	1	С
383	*Tribulus terrestris* L.	о	сор	ср	4	К
*384	*Zygophyllum eichwaldii* C.A.Mey.	пк	э	ср	1	Ср. А., 1983
385	*Z.fabago* L.	мн	э	ср	2	Ср. А., 1983
386	*Z.lehmannianum* Bunge	о	г	ср	2	К
387	*Z.pinnatum* Cham.	мн	э	ср, ю	5	К
388	*Z.ovigerum* Fisch. et Mey. ex Bunge	мн	пс, п	ср, ю	2	К
389	*Z.stenopterum* Schrenk	мн	г	ср	1	Каз., 1963
390	*Z.turcomanicum* Fisch. ex Bunge	пчк	п	ср, ю	5	К
	Nitrariaceae					
391	*Nitraria schoberi* L.	к	г	ср, ю	3	К
*392	*N.sibirica* Pall.	к	э	ср	1	Ср. А,. 1983
	Rutaceae					
393	*Haplophyllum bungei* Trautv.	мн	пс	ср, ю	3	Ср. А., 1983
394	*H.obtusifolium* (Ledeb.) Ledeb.	пчк	п	ср, ю	5	К
395	*H.versicolor* Fisch. et Mey.	мн	э	ср, ю	2	С
	Euphorbiaceae					
396	*Andrachne rotundifolia* C.A.Mey.	мн	п	ср	3	К
397	*A.telephioides* L.	пчк	п	ср	1	К
398	*Chrozophora gracilis* Fisch. et Mey. ex Ledeb.	о	пс	ср	2	К

	Виды	I	II	III	IV	V
399	*Euphorbia densa* Schrenk	о	пс	ю	2	С
*400	*E.falcata* L.	о	сор	ср	1	Каз., 1963
401	*E.humifusa* Schlecht.	о	п	ср	3	К
402	*E.inderiensis* Less. ex Kar. et Kir.	о	э	ср, ю	2	К
403	*E.sclerocyathium* Korov. et M.Pop.	пчк	п, пс	ср, ю	5	Каз., 1963
404	*E.seguierana* Neck.	мн	пс, псп	ср	5	К
405	*E.turcomanica* Boiss.	о	пс	ср	1	К
406	*E.turczaninowii* Kar. et Kir.	о	пс	ср	1	Каз., 1963
	Rhamnaceae					
407	*Rhamnus sintenisii* Rech. fil.	к	п	ср, ю	5	К
	Malvaceae					
408	*Malva neglecta* Wallr.	мн	п	ср	2	Каз., 1963
409	*M.pusilla* Smith	о	сор	ср	3	К
	Frankeniaceae					
410	*Frankenia hirsuta* L.	пчк	г	ср, ю	5	К
411	*F.pulverulenta* L.	о	г	ср	2	К
	Tamaricaceae					
412	*Reaumuria fruticosa* Bunge	к	э	ср, ю	3	К
413	*Tamarix elongata* Ledeb.	к	г	ср	2	Р, 1949
414	*T.gracilis* Willd.	к	г	ср, ю	4	К
415	*T.hispida* Willd.	к	г	ср, ю	1	Р, 1949
416	*T.smyrnensis* Bunge	к	г	ср	2	Д
417	*T.laxa* Willd.	к	г	ср, ю	2	Р, 1949
418	*T.meyeri* Boiss.	к	г	ср	1	К
419	*T.passerinoides* Delile ex Desv.	к	г	ю	2	Р, 1949
420	*T.ramosissima* Ledeb.	к	г	ср	3	Р, 1949
	Cistaceae					
421	*Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr.	пчк	п	ср	1	С
	Thymelaeaceae					
422	*Dendrostellera olgae* Pobed.	к	п	ср, ю	1	С
423	*D.ammodendron* (Kar. et Kir.) Botsch.	к	пс	ср	1	К
424	*D.turkmenorum* Pobed.	к	пс	ср, ю	1	С
425	*Diarthron vesiculosum* (Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir.) C.A.Mey.	о	п, пс	ср	2	К
	Elaeagnaceae					
426	*Elaeagnus angustifolia* L.	д	увл	ср	2	К
427	*E.oxycarpa* Schlecht.	д	увл	ср	2	Каз., 1963
	Lythraceae					
428	*Lythrum linifolium* Kar. et Kir.	о	увл	ср	1	К
429	*L.hyssopifolia* L.	о	увл	ср	1	С
	Onagraceae					
*430	*Epilobium minutiflorum* Hausskn.	мн	увл	ср	1	Ср.А., 1983
431	*E.nervosum* Boiss. et Buhse	мн	увл	ср	1	К
432	*E.tetragonum* L.	мн	увл	ср	1	С

	Виды	I	II	III	IV	V
	Apiaceae					
433	*Cuminum borsczowii* (Regel et Schmalh.) K.-Pol.	о	э	ср	2	С
434	*C.setifolium* (Boiss.) K.-Pol.	о	э	ср, ю	2	Р
435	*Falcaria vulgaris* Bernh.	дв	э	ср	2	К
436	*Ferula dubjanskyi* Korov. ex Pavl.	мн	п	ср	3	К
437	*F.foetida* (Bunge) Regel	мн	пс	ср, ю	3	Каз., 1963
*438	*F.lehmannii* Boiss.	мн	э	ср	1	Каз., 1963
439	*F.nuda* Spreng.	мн	а	ср	1	С
440	*Scandix stellata* Banks et Soland.	о	п	ср	4	К
441	*Schumannia karelinii* (Bunge) Korov.	мн	пс	ср	5	К
442	*Seseli eriocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk.	мн	э	ср, ю	3	К
443	*Zozima orientalis* Hoffm.	мн	п	ср, ю	5	К
	Primulaceae					
444	*Androsace maxima* L.	о	п	ср	2	К
	Limoniaceae					
445	*Limonium caspium* (Willd.) Gams	мн	г	ср	3	К
446	*L.gmelinii* (Willd.) O.Kuntze	мн	г	ср	2	К
447	*L.myrianthum* (Schrenk) O.Kuntze	мн	г	ср	1	К
448	*L.suffruticosum* (L.) O.Kuntze	пчк	г	ср, ю	5	К
	Gentianaceae					
449	*Centaurium meyeri* (Bunge) Druce	о	увл	ср	1	К
	Apocynaceae					
*450	*Trachomitum scabrum* (Russan.) Pobed.	мн	увл	ср	1	Каз., 1964
	Asclepiadaceae					
451	*Cynanchum sibiricum* Willd.	мн	увл	ср	2	К
	Convolvulaceae					
452	*Convolvulus arvensis* L.	мн	сор	ср	3	К
453	*C.erinaceus* Ledeb.	пк	пс	ср, ю	5	К
454	*C.fruticosus* Pall.	пк	п, пс	ср, ю	5	К
455	*C.lineatus* L.	мн	п	ср	1	С
456	*C.persicus* L.	мн	пс	ср	1	К
	Cuscutaceae					
457	*Cuscuta approximata* Bab.	дв	прз	ю	2	Каз., 1964
*458	*C.campestris* Junck.	о	прз	ср	2	Каз., 1964
	Boraginaceae					
459	*Argusia sibirica* (L.) Dandy	мн	пс	ср	4	К
460	*A.sogdiana* (Bunge) Czer.	мн	пс	ср, ю	4	К
461	*Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral.	эф	э	ср, ю	4	К
462	*Asperugo procumbens* L.	о	э	ср, ю	2	К
463	*Cynoglossum officinale* L.	дв	сор	ср	2	К
464	*Gastrocotyle hispida* (Forssk.) Bunge	о	пс	ср	1	Каз., 1964
465	*Heliotropium argusioides* Kar. et Kir.	мн	пс, псп	ср	1	Каз., 1964
466	*H.dasycarpum* Ledeb.	мн	пс	ср	4	К
467	*H.ellipticum* Ledeb.	о	п	ср	2	К
468	*Heterocaryum laevigatum* (Kar. et Kir.) A.DC.	о	п	ср	1	Ср. А., 1986
469	*H.subsessile* Vatke	эф	сор	ср	1	С

Продолжение таблицы

	Виды	I	II	III	IV	V
470	*H.szovitsianum* (Fisch. et Mey.) A.DC.	эф	э	ср, ю	5	Каз., 1964
471	*Lappula barbata* (Bieb.) Guerke	дв	п	ср	1	С
472	*L.microcarpa* (Ledeb.) Guerke	дв	э	ср	2	Д
473	*L.patula* (Lehm.) Menyhárth	о	э	ср	5	К
474	*Lappula* sp. (новый вид)	о	а	ср	1	С
475	*L.semiglabra* (Ledeb.) Guerke	о	пс	ср, ю	5	Д
476	*L.sinaica* (DC.) Aschers. ex Schweinf.	о	п	ср, ю	3	К
477	*L.spinocarpos* (Forssk.) Aschers. ex O.Kuntze	эф	эср, ю	5	Каз., 1964	
478	*Lithospermum arvense* L.	о	п	ср	3	С
479	*Lycopsis orientalis* L.	о	э	ср	2	Каз., 1964
480	*Myosotis caespitosa* K.F.Schultz	мн	увл	ср	1	Каз., 1964
481	*Nonea caspica* (Willd.) G.Don fil.	о	пс	ср	4	К
482	*Onosma staminea* Ledeb.	мн	п	ср, ю	5	К
483	*Rochelia bungei* Trautv.	о	э	ю	3	Каз., 1964
484	*R.disperma* (L. fil.) C.Koch.	эф	п	ср	1	Д
485	*R.leiocarpa* Ledeb.	о	п	ср	1	Ср. А., 1986
486	*R.retorta* (Pall.) Lipsky	эф	э	ср, ю	5	Каз., 1964
487	*Suchtelenia calycina* (C.A.Mey.) A.DC.	о	э	ср	2	Каз., 1964
	Lamiaceae					
488	*Chamaesphacos ilicifolius* Schrenk	о	пс	ср	3	К
489	*Eremostachys tuberosa* (Pall.) Bunge	мн	э	ср, ю	2	К
490	*Lagochilus acutilobus* (Ledeb.) Fisch. et Mey.	мн	э	ср, ю	3	К
491	*Lallemantia royleana* (Benth.) Benth.	о	э	ср	1	С
492	*Lamium amplexicaule* L.	о, дв	п	ср	2	С
493	*Lycopus europaeus* L.	о	увл	ср	1	К
494	*Marrubium vulgare* L.	мн	увл	ср	3	К
495	*Mentha longifolia* (L.) L.	мн	увл	ср	3	К
496	*Nepeta cataria* L.	мн	увл	ср	3	К
497	*N.pungens* (Bunge) Benth.	о	п	ср	2	Сп
498	*N.saturejoides* Boiss.	о	э	ср	2	Каз., 1964
499	*Teucrium polium* L.	пчк	п	ср	4	К
500	*Ziziphora tenuior* L.	о	п	ср	2	К
	Solanaceae					
501	*Hyoscyamus niger* L.	дв	сор	ср	2	К
502	*H.pusillus* L.	о	э	ср	2	К
503	*Lycium ruthenicum* Murr.	мн	г	ср	2	К
504	*Solanum nigrum* L.	о	сор	ср	2	К
505	*S.persicum* Willd. ex Roem. et Schult.	мн	сор	ср	1	К
	Scrophulariaceae					
506	*Chaenorhinum calycinum* (Banks et Soland.) P.H.Davis	эф	а	ю	1	С
507	*Dodartia orientalis* L.	мн	э	ср	3	К
508	*Linaria leptoceras* Kuprian.	мн	п, пс	ср	3	К
*509	*Lindernia procumbens* (Krock.) Borb.	о	увл	ср	1	Каз., 1965
510	*Verbascum blattaria* L.	дв	п	ср	2	С
511	*V.lychnitis* L.	дв	п	ср	2	К
512	*V.phoeniceum* L.	мн	п	ср	1	Каз., 1965
513	*V.songaricum* Schrenk	дв	п	ср	3	Каз., 1965
514	*V.thapsus* L.	дв	п	ср	2	К
515	*Veronica amoena* Bieb.	эф	э	ср, ю	5	Каз., 1965
516	*V.anagalloides* Guss.	мн	в	ср	1	Каз., 1965

	Виды	I	II	III	IV	V
517	*V.anagallis-aquatica* L.	мн	в	ср	2	Д
518	*V.campylopoda* Boiss.	о	э	ср, ю	5	К
*519	*V.capsellicarpa* Dubovik	мн	э	ср	1	Ср. А., 1987
520	*V.dillenii* Crautz	о	г	ср	2	К
*521	*V.krylovii* Schischk.	мн	э	ср	1	Каз., 1965
522	*V.pusilla* Kotschy	о	в	ср	2	К
523	*V.persica* Poir.	о, дв	пс	ср	1	К
524	*V.tenuissima* Boriss.	эф	а	ю	2	С
*525	*V.triphyllos* L.	о, дв	сор	ср	1	Каз., 1965
	Orobanchaceae					
526	*Cistanche salsa* (C.A.Mey.) G.Beck	мн	прз	ср	3	К
*527	*Orobanche amoena* C.A.Mey.	дв, мн	прз	ср	3	Каз., 1965
528	*O.caesia* Reichenb.	мн	прз	ср	3	К
*529	*O.cumana* Wallr.	о, дв, мн	прз	ср	2	Каз., 1965
	Plantaginaceae					
530	*Plantago lanceolata* L.	мн	п	ср	2	К
531	*P.major* L.	мн	сор	ср	2	К
532	*P.minuta* Pall.	о	э	ср	5	К
	Rubiaceae					
533	*Galium humifusum* Bieb.	мн	п	ср	5	К
534	*G.ruthenicum* Willd.	мн	п	ср	1	Ср. А., 1987
535	*G.spurium* L.	о	п	ср	3	К
536	*G.verticillatum* Danth.	о	п	ср	2	Ср. А., 1987
537	*Rubia cretacea* Pojark.	мн	п	ср	2	С
	Dipsacaceae					
538	*Scabiosa olivieri* Coult.	о	п	ср	1	К
	Asteraceae					
539	*Acantholepis orientalis* Less.	о	э	ср, ю	1	Каз., 1966
540	*Acroptilon repens* (L.) DC.	мн	э	ср	4	К
541	*Amberboa nana* (Boiss.) Iljin	о	п	ср	1	Каз., 1966
542	*A.turanica* Iljin	о	э	ср, ю	5	К
*543	*Artemisia arenaria* DC.	пчк	пс	ср	1	Каз., 1966
544	*A.austriaca* Jacq.	пчк	э	ср	2	К
545	*A.gurganica* (Krasch.) Filat.	пчк	э	ср, ю	5	К
546	*A.halophila* Krasch.	пчк	г	ср	4	Каз., 1966
547	*A.kelleri* Krasch.	пчк	пс	ю	1	С
548	*A.kemrudica* Krasch.	пчк	э	ю	5	Каз., 1966
549	*A.lerchiana* Web. ex Stechm.	пчк	пс, псп	ср	5	Каз., 1966
550	*A.lessingiana* Bess.	пчк	п	ср	1	М
551	*A.marschalliana* Spreng.	пчк	псп, пс	ср	3	С
552	*A.santolina* Schrenk	пчк	пс	ср, ю	3	К
553	*A.scoparia* Waldst. et Kit.	о, дв	пс, п	ср	3	Каз., 1966
554	*A.scopiformis* Ledeb.	пчк	э	ср	1	К
555	*A.sieberi* Bess.	пчк	пс	ю	1	С
556	*A.songarica* Schrenk	пчк	пс	ср	1	Каз., 1966
557	*A.terrae-albae* Krasch.	пчк	э	ср	5	К
558	*A.tomentella* Trautv.	пчк	псп	ср	2	К
559	*A.tournefortiana* Reichenb.	о	э	ср	1	С
560	*A.tschernieviana* Bess.	пчк	пс	ср	4	Каз., 1966

	Виды	I	II	III	IV	V
561	*Carthamnus lanatus* L.	о, дв	сор	ср	1	К
*562	*Centaurea adpressa* Ledeb.	мн	э	ср	1	Каз., 1966
563	*C.squarrosa* Willd.	дв	п	ср	5	К
564	*Chondrilla juncea* L.	мн, дв	пс, п	ср	3	К
565	*Cichorium intybus* L.	мн	сор	ср	1	К
566	*Cirsium vulgare* (Savi) Ten.	дв	увл	ср	1	Каз., 1966
567	*Cousinia alata* Schrenk	дв	пс	ср	3	К
568	*C.astracanica* (Spreng.) Tamamsch.	мн	п	ср	2	Каз., 1966
569	*C.onopordioides* Ledeb.	мн	п	ср	3	К
570	*Echinops meyeri* (DC.) Iljin	мн	п	ср	2	Каз., 1966
571	*E.ritro* L.	мн	п, пс	ср	3	К
572	*Epilasia hemilasia* (Bunge) Clarke	эф	э	ср, ю	2	Д
573	*Heteracia szovitsii* Fisch. et Mey.	о	э	ср	2	С
574	*Heteroderis leucocephala* (Bunge) Leonova	о	э	ср	2	Сп
575	*H.pusilla* (Boiss.) Boiss.	эф	э	ср	2	С
576	*Hyalea pulchella* (Ledeb.) C.Koch	эф	пс, псп	ср	5	К
577	*Inula britannica* L.	мн	увл	ср	2	К
578	*I.multicaulis* Kar.	пчк	п	ср, ю	5	К
579	*Jurinea derderioides* C.Winkl.	мн	пс	ю	2	Каз., 1966
*580	*J.ewersmannii* Bunge	мн	э	ср	2	Каз., 1966
581	*J.persimilis* Iljin	мн	п	ср, ю	5	К
*582	*J.tenuiloba* Bunge	мн	пс	ср	1	Каз,. 1966
583	*Koelpinia linearis* Pall.	эф	э	ср	2	К
584	*K.turanica* Vass.	о	пс	ср	1	Д
585	*Lactuca serriola* L.	о, дв	э	ср	1	К
586	*L.tatarica* (L.) C.A.Mey.	мн	сор	ср	2	К
587	*L.undulata* Ledeb.	о	э	ср	4	К
588	*Lagoseris aralensis* (Bunge) Boiss.	о	э	ср	5	К
589	*L.macrantha* (Bunge) Iljin	о	п	ср	1	С
590	*Mausolea eriocarpa* (Bunge) Poljak.	пк	пс	ср, ю	3	С
591	*Microcephala lamellata* (Bunge) Pobed.	о	э	ср	1	С
592	*Onopordum acanthium* L.	дв	п	ср	2	К
593	*Rhaponticum nitidum* Fisch.	мн	п	ср	1	С
594	*Scorzonera pusilla* Pall.	мн	э	ср, ю	5	К
595	*S.raddeana* C.Winkl.	мн	п	ср	1	С
596	*S.sericeo-lanata* (Bunge) Krasch. et Lipsch.	мн	п, пс	ср	5	К
597	*S.songorica* (Kar. et Kir.) Lipsch. et Vass.	о	увл	ср	1	К
598	*S.tuberosa* Pall.	мн	э	ср	1	Д
599	*Senecio noëanus* Rupr.	о	э	ср	5	К
600	*S.subdentatus* Ledeb.	о	э	ср	3	К
601	*Serratula erucifolia* (L.) Boriss.	мн	п	ср	1	С
602	*Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch.Bip.	мн	п	ср	1	Каз., 1966
603	*T.santolina* C.Winkl.	мн	п	ср	5	Д
604	*Taraxacum androssovii* Schischk.	мн	п	ср, ю	3	Каз., 1966
605	*T.bicorne* Dahlst.	мн	э	ср	2	Каз., 1966
606	*T.erythrospermum* Andrz.	мн	э	ср	2	К
607	*T.glaucanthum* (Ledeb.) DC.	мн	э	ср	2	С
608	*T.officinale* Wigg.	мн	увл	ср	2	К
609	*Tragopogon dubius* Scop.	дв	э	ср	1	К
610	*T.kasahstanicus* S.Nikit.	мн	э	ср	1	К
611	*T.marginifolius* Pavl.	мн	э	ср	2	К
612	*T.pseudomajor* S.Nikit.	дв	э	ср	1	К
613	*T.ruber* S.G.Gmel.	дв	п	ср	3	Каз., 1966
614	*Tripolium vulgare* Nees	о	г	ср	3	С
615	*Xanthium spinosum* L.	о	сор	ср	3	К
616	*X.strumarium* L.	о	сор	ср	3	К

Список флоры Мангышлака, состоящий из 616 видов, вряд ли можно считать исчерпывающим, так как флористические сборы не являлись основной целью работы, проводимой на рассматриваемой территории, а сопутствовали геоботаническим исследованиям. Кроме того, пока остается малоизученным целый ряд своеобразных по географическим условиям районов, таких как Восточный Мангышлак, Карынжарыкская впадина, западный чинк плато Устюрт, который при флористическом обследовании, вероятно, целесообразно причислять к Мангышлаку, так как чинк может служить природным барьером для распространения растений далее на восток.

В списке нами приняты следующие сокращения:

I — жизненная форма: д — дерево, к — кустарник, кчк — кустарничек, пк — полукустарник, пчк — полукустарничек, мн — многолетнее травянистое растение, дв — двулетнее растение, о — однолетнее растение, эф — однолетнее коротковегетирующее растение (эфемер);

II — эдафотип: э — эвритопный, п — петрофил, гп — галопетрофил, псп — псаммопетрофил, пс — псаммофил, а — аргиллофил (на глинистых почвах), г — галофил; в этой же графе указывается принадлежность некоторых видов к особым типам местообитаний: в — в воде, увл — по увлажненным типам местообитаний, прз — паразит, сор — сорное;

III — широтное распространение в пределах Мангышлака: ср — в полосе средних пустынь, ю — в полосе южных пустынь;

IV — встречаемость в пределах Мангышлака: 1 — очень редко, 2 — редко, 3 — нечасто, 4 — часто, 5 — широко распространен;

V — кто впервые указал или собрал данный вид: Б — Бекер (материалы Гербария БИН РАН); Д — В.А.Дубянский (сборы 1906 г. в Гербарии БИН); Сп — М.Д.Спиридонов (сборы 1926 г. в Гербарии БИН); Р — Ф.Н.Русанов (сборы 1926 г. в Гербарии БИН); Р,1949 — Русанов, 1949; Ро — Л.Е.Родин (сборы 1944 г. в Гербарии БИН); К — Кисыков, 1955; Каз — Флора Казахстана, 1956, 1958, 1960, 1961, 1963—1966; Ср.А. — Определитель растений Средней Азии, 1968, 1971, 1972, 1974, 1976, 1981, 1983, 1986, 1987; М — И.Ф. Мусаев, 1969; Т — Таганов, 1969; С — И.Н.Сафронова (сборы 1978, 1980, 1982, 1983, 1989 г. в Гербарии БИН).

Виды, отмеченные звездочкой, в Гербарии БИН РАН отсутствуют.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голоскоков В.П., Поляков В.П. Определитель растений семейства маревых Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1955. 108 с. — *Еленевский А.Г.* Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М.: Наука, 1978. 260 с. — *Иллюстрированный* определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1969. Т. 1. 664 с.; 1972. Т. 2. 571 с. — *Кисыков У.К.* Материалы к флоре Горного Мангышлака // Тр. Ин-та географии АН КазССР. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1955. Т. 1. С. 84—117. — *Мусаев И.Ф.* Карты ареалов эдификаторных растений Турана // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. Вып. 2. С. 120—167. — *Никитин В.В., Гельдиханов А.М.* Определитель растений Туркменистана. Л.: Наука, 1988. 680 с. — *Определитель* растений Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1968. Т. 1. 228 с.; 1971. Т. 2. 344 с.; 1972. Т. 3. 268 с.; 1974. Т. 4. 277 с.; 1976. т. 5. 276 с.; 1981. Т. 6. 396 с.; 1983. Т. 7. 416 с.; 1986. Т. 8. 192 с.; 1987. Т. 9. 400 с. — *Русанов Ф.Н.* Среднеазиатские тамариксы. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1949. 160 с. — *Сафина Л.К., Пименов М.Г.* Ферулы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1984. 100 с. — *Сафронова И.Н.* Растительность Мангышлака (классификация, картографирование, районирование): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: 1991. 55 с. — *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Таганов Р.Т.* Ареалы некоторых характерных эфемеров, эфемероидов и других травянистых растений Турана // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 168—194. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Флора* Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. Т. 1. 354 с.; 1958. Т. 2. 292 с.; 1960. Т. 3. 460 с.; 1961а. Т. 4. 548 с.; 1961б. Т. 5. 516 с.; 1963. Т. 6. 466 с.; 1964. Т. 7. 498 с.; 1965. Т. 8. 448 с.; 1966. Т. 9. 640 с.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VI 1992

УДК 581.9 (571.56) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, №11

Т.М. Заславская, В.В. Петровский

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОС. БИЛИБИНО (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

T.M. ZASLAVSKAYA, V.V. PETROVSKY. FLORA OF VASCULAR PLANTS IN THE NEIGHBOURHOOD OF THE VILLAGE BILIBINO (THE WESTERN CHUKOTKA)

Приведен аннотированный список сосудистых растений, встречающихся в окр. пос. Билибино. Проанализированы таксономическая структура и состав географических элементов флоры, насчитывающей около 350 видов, относящихся к 47 семействам и 140 родам. Отмечены своеобразие флористического комплекса и возрастающая угроза исчезновения редких видов растений в связи с интенсивным освоением территории.

Пос. Билибино — крупнейший населенный пункт Западной Чукотки (более 15 тыс. жителей) расположен в обширной замкнутой межгорной котловине, открытой лишь с южной стороны по широкой долине р. Большой Кепервеем. Котловина окружена кольцом высоких горных гряд (с абсолютными отметками от 800 до 1000 м), защищающих ее от северных ветров. Местоположение этой территории на границе двух природных зон — таежной и тундровой, ее ярко выраженный горный рельеф в сочетании с относительно благоприятным климатическим режимом обусловили формирование здесь лесотундровых ландшафтов (горной лесотундры), которым свойственно присутствие видов, находящихся на пределе своего ареала и представленных обычно очень малочисленными и нередко изолированными популяциями (Заславская, Петровский, 1985; пункты 33, 34). В связи с наблюдающимися во многих местах района крупными нарушениями растительного покрова возникает реальная угроза исчезновения таких видов на этой территории. Промышленное освоение района началось в 1955 г., и за прошедшие 40 лет растительный покров претерпел значительные разрушения в результате интенсивной разработки полезных ископаемых, дорожного, жилищного и производственного строительства.

Флора сосудистых растений в окр. пос. Билибино, изученная методом конкретных флор на территории общей площадью примерно 350 км^2, в настоящее время достаточно полно выявлена благодаря довольно продолжительным полевым исследованиям сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. В 1966 г. П.Г. Жуковой, В.В. Петровским и Б.А. Юрцевым была проведена первичная инвентаризация флоры окрестностей поселка, в результате которой получен предварительный список, в котором насчитывалось около 250 видов. Позднее этот список постепенно пополнялся за счет сборов других коллекторов, посещавших этот район.[1]

В настоящее время в окр. пос. Билибино выявлено 340 видов сосудистых растений, относящихся к 47 семействам и 140 родам. Далее приведен перечень этих видов с указанием частоты их встречаемости в районе и экологической приуроченности. Названия видов даны в соответствии с «Обзором географического распространения ...» Б.А. Юрцева с соавт. (1979), «Арктической флорой СССР» (1979—1987) и сводкой С.К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981). Семейства и роды в списке расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке.

Woodsia glabella R. Br. Очень редко, на обогащенных почвах в полосах стока или у подножий склонов гор.

W. ilvensis (L.) R. Br. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах гор.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Редко, среди россыпей камней на южных склонах гор.

Botrychium lunaria (L.) Sw. Очень редко, на пойменных террасах реки.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. Обычно, возле водотоков, на сырых аллювиях, в полосах стока.

[1] Довольно полно эти коллекторы перечислены в коллективных статьях, посвященных флористическим находкам в Чукотской тундре (Юрцев и др., 1973, 1975а, б), а позднее — в диссертационной работе одного из авторов (Заславская, 1982).

E. fluviatile L. Редко, в старицах и озерках в пойме реки.

E. pratense L. Редко, в пойменных рощах и лесах на склонах гор.

E. scirpoides Michx. Нередко, в желобах и полосах стока, по берегам ручьев.

E. variegatum Schleich. Редко, на аллювиях рек и ручьев.

Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm. Редко, в истоках ручьев, у снежников в верхнем поясе гор.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron. Обычно, на щебнистых склонах, вершинах гор, на скалах.

Larix cajanderi Mayr. Обычно, основная порода, образующая редкостойные леса на склонах гор до высоты 400—500 м над ур. м.

Pinus pumila (Pall.) Regel. Обычно, на крутых склонах южных экспозиций и сухих вершинах невысоких гребней.

Sparganium minimum Wallr. Редко, в озерках поймы.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. Обычно и широко, на сухих пойменных террасах, щебнистых склонах и вершинах гор, у скал, на зарастающих карьерах приисков.

H. odorata (L.) Beauv. Очень редко, в пойме реки, на обочине старой взлетной полосы.

Alopecurus aequalis Sobol. subsp. *aristulatus* (Michx.) Tzvel. Очень редко, у жилья и дорог, на сырых аллювиях реки.

A. alpinus Smith. Редко, у снежников в верхнем поясе гор.

A. glaucus Less. Нередко, на аллювиях и зарастающих горных выработках.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. Обычно и широко, на пойменных террасах, горных склонах, зарастающих полигонах, у дорог.

A. latifolia (R.Br.) Griseb. Нечасто, у истоков ручьев и в полосах стока.

Agrostis anadyrensis Socz. Нередко, на аллювиях рек.

Calamagrostis holmii Lange. Обычно, у водотоков, на зарастающих полигонах, вдоль колеи дорог, у скал.

C. langsdorffii (Link) Trin. Нередко, в пойменных лесах, рощах и зарослях кустарников, иногда образует небольшие луга.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. Нечасто, на сухих пойменных террасах, на сухих южных склонах гор среди зарослей кедровника.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. Обычно, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах гор и в горных долинках.

C. purpurascens R. Br. Редко, у скал, на щебнистых склонах гор.

C. purpurea (Trin.) Trin. Нередко, по берегам водотоков и на речных аллювиях.

Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. s.l. Редко, на пойменных террасах рек, иногда сорничает в поселке.

Trisetum molle Kunth. Нечасто, в травяных сообществах речных пойм, в чозениевых рощах.

T. sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. Редко, у водотоков на горных склонах, на пойменных террасах горных ручьев.

T. spicatum (L.) K. Richt. Обычно, на аллювиях ручьев, в тундрах на горных склонах, у скал, на зарастающих горных полигонах.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. Редко, на речных аллювиях, в придорожных канавах.

Pleuropogon sabinii R. Br. Очень редко, в озерках речной поймы.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. s. str. Редко, в поймах, у водотоков в верхнем поясе гор.

P. arctica R. Br. Обычно и широко, в поймах рек, у водотоков, в сырых тундрах, у снежников и на скалах.

P. glauca Vahl. s.l. Обычно, на сухих пойменных террасах, теплых склонах, у скал, на зарастающих горных полигонах.

P. malacantha Kom. Обычно, на щебнистых склонах и вершинах гор, у скал, на зарастающих горных выработках.

P. pratensis L. Нередко, на пойменных террасах рек, в чозениевых рощах.

P. pseudoabbreviata Roshev. Редко, на щебнистых склонах и вершинах гор.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Нередко, в пойменных озерках.

Puccinellia hauptiana V. Krecz. Нередко, в поселках, у дорог, на горных выработках.

Festuca altaica Trin. Нередко, в поймах рек и ручьев, у подножия и в нижних частях горных склонов.

F. auriculata Drob. Обычно, на щебнистых склонах и вершинах в верхнем поясе гор.

F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. Обычно и широко, на речных аллювиях, в горных тундрах, у скал, на зарастающих полигонах.

F. hyperborea Holmen. Редко, на щебнистых вершинах гор, у скал.

F. lenensis Drob. Нечасто, на сухих щебнистых склонах гор в лесном поясе.

Bromus arcticus Shear. Редко, у скал в верхнем поясе гор.

B. pumpellianus Scribn. Обычно, в поймах, на южных склонах сопок, у скал.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski. Обычно, на речных аллювиях.

R. confusa (Roshev.) Nevski. Обычно, в поймах, у дорог, на зарастающих горных выработках.

R. jacutensis (Drob.) Nevski. Редко, на аллювиях рек.

R. macroura (Turcz.) Nevski. Обычно, на пойменных террасах рек.

R. nepliana V. Vassil. Редко, у скал-останцов.

R. scandica Nevski. Обычно, на речных аллювиях, у скал.

R. villosa V. Vassil. Редко, у скал, на пойменных террасах.

Leymus interior (Hult.) Tzvel. Нередко, на аллювиях ручьев, на теплых склонах гор в нижнем поясе.

Hordeum jubatum L. Редко, в поселках, у дорог.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. Редко, в сырых низинах в пойменных лесах и рощах.

E. callitrix Cham ex C.A.Mey. Редко, в полосах обогащенного стока на горных склонах.

E. medium Anderss. Редко, в сырых ложбинах нагорных террас в верхнем поясе гор.

E. polystachyon L. Обычно, в сырых травяных тундрах в низинах на днищах речных долин.

E. russeolum Fries. Нередко, в сырых травяных тундрах на нагорных террасах, в долинах горных ручьев, возле водоемов.

E. scheuchzeri Hoppe. Нечасто, у водотоков на горных склонах, по сырым колеям грунтовых дорог, на зарастающих горных карьерах.

E. vaginatum L. Обычно, в заболоченных редколесьях в нижних частях горных склонов, местами доминирует в кочкарных тундрах на речных террасах.

Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. Очень редко, в сырых низинах на днищах горных долин.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. Обычно, на сухих склонах гор в травяно-кустарничковых тундрах.

Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. Редко, по берегам водоемов, в сырых низинах и у водотоков на склонах гор.

C. aquatilis Wahlenb. Обычно, в сырых низинах на днищах речных долин, по берегам водоемов.

C. cespitosa L. Редко, в заболоченных пойменных сообществах.

C. eleusinoides Turcz. ex Kunth. Нечасто, на речных аллювиях.

C. fuscidula V. Krecz. ex Egor. Редко, в сырых травяных тундрах на горных склонах, в полосах стока.

C. globularis L. Обычно, в лиственничниках на горных склонах и на высоких надпойменных террасах.

C. gynocrates Wormsk. Редко, в сырых низинах пойменных террас.

C. holostoma Drej. Редко, в сырых низинах в поймах рек.

C. lapponica O. Lang. Очень редко, в сырых пойменных сообществах.

C. lugens H.T. Holm. Обычно и широко, от речных пойм до верхнего пояса гор, иногда доминируют на умеренно сухих горных склонах.

C. media R. Br. Редко, в поймах рек и ручьев.

C. melanocarpa Cham. ex Trautv. Нередко, на сухих теплых склонах и вершинах сопок, реже в лиственничниках в нижнем поясе гор.

C. misandra R. Br. Редко, в полосах обогащенного стока.

C. podocarpa R. Br. Редко, у водотоков и снежников.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith. Редко, в сырых низинах и пойме реки.

C. rotundata Wahlenb. Нечасто, в сырых мочажинах в поймах речек.

C. rupestris All. Обычно, на щебнистых теплых склонах и вершинах гор, у скал.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Редко, в сырых низинах в пойме реки, реже в поймах горных речек и ручьев.

C. scirpoidea Michx. Редко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах гор с подтоком обогащенных вод.

C. stans Drej. Обычно, в сырых травяных тундрах у водотоков, в полосах стока, на нагорных террасах в верхнем поясе гор.

C. tenuiflora Wahlenb. Очень редко, в сырых низинах в долине реки.

C. tripartita All. Редко, на нивальных местообитаниях в верхнем поясе гор, у водотоков.

C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. Обычно, в умеренно влажных условиях на горных склонах.

C. williamsii Britt. Нередко, в сырых поймах рек и ручьев и на горных террасах.

Juncus biglumis L. Редко, в полосах стока, на пятнах голого грунта в кочкарных тундрах нагорных террас и в поймах ручьев.

J. castaneus Smith. Редко, у водотоков, на аллювиях рек и ручьев.

J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm. Нередко, у водотоков на горных склонах, в колеях старых дорог, на полигонах.

J. triglumis L. Очень редко, в полосах обогащенного стока.

Luzula confusa Lindeb. Нередко, в щебнистых тундрах на склонах сопок и пойменных террасах рек.

L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmanniana* (Miyabe et Kudo) Tolm. Нечасто, на речных аллювиях, у снежников.

L. multiflora subsp. *sibirica* V. Krecz. Нечасто, у водотоков, на речных аллювиях, на зарастающих горных полигонах.

L. nivalis (Laest.) Spreng. Нечасто, у холодных водотоков, преимущественно в верхнем поясе гор.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. Редко, у водотоков, в пойменных сообществах.

L. wahlenbergii Rupr. Редко, в сырых низинах долин рек и ручьев, преимущественно в верхнем поясе гор.

Tofieldia coccinea Richards. Обычно, в моховых дернинах возле полос стока, в нижних частях горных склонов.

Veratrum oxysepalum Turcz. Редко, в луговинах в поймах рек и ручьев, у водотоков на горных склонах.

Allium schoenoprasum L. Очень редко, на аллювиях ручьев и у водотоков на горных склонах.

A. strictum Schrad. Очень редко, на щебнистых южных склонах гор.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. Нечасто, в нивальных луговинах у снежников, в истоках горных ручьев, у скал.

Smilacina trifolia (L.) Desf. Очень редко, в сырых низинах надпойменных террас рек, в моховых болотцах.

Populus suaveolens Fisch. Нередко, в поймах крупных рек.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. Обычно, образует рощи в пойме р. Бол. Кепервеем.

Salix alaxensis Cov. Нечасто, в поймах рек и крупных ручьев.

S. anadyrensis B. Floder. Нередко, на шлейфах и в нижних частях горных склонов, среди зарослей пойменных кустарников.

S. bebbiana Sarg. Нечасто, в пойменных рощах.

S. boganidensis Trautv. Обычно и обильно, в пойменных рощах, реже в лиственничниках на склонах, обращенных в долину реки.

S. fuscescens Anderss. Нечасто, в сырых депрессиях долин рек, возле русел горных речек и ручьев, на нагорных террасах.

S. glauca L. Нечасто, на склонах сопок в умеренно влажных условиях, в поймах рек и ручьев, иногда образует заросли.

S. hastata L. Нечасто, в пойменных рощах у горных речек.

S. krylovii E. Wolf. Обычно, в долинах горных рек и ручьев, у водотоков, часто образует прирусловые заросли на склонах гор.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts. Редко, в поймах ручьев, у водотоков.

S. myrtilloides L. Нередко, в сырых тундрах по днищам речных долин.

S. phlebophylla Anderss. Обычно и широко, в верхнем поясе гор на щебнистых склонах и вершинах, иногда доминирует.

S. polaris Wahlenb. Нередко, в нивальных местообитаниях у истоков ручьев, у снежников, под скалами, на северных склонах гор.

S. pseudopentandra B. Floder. Нередко, в пойменных рощах.

S. pulchra Cham. s. str. Обычно, почти повсеместно от пойм до вершин невысоких гор, в умеренно влажных условиях.

S. reticulata L. Нередко, на нивальных участках у водотоков, в полосах стока в верхнем поясе гор.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. Обычно, на сухих пойменных террасах, у ручьев, среди зарослей кедровника, в лиственничниках на склонах.

S. sphenophylla A. Skvorts. Обычно, на щебнистых склонах и вершинах гор, в горных лесах, среди зарослей кедровника.

S. schwerinii E. Wolf. Обычно, в поймах рек и ручьев, местами образует густые заросли.

S. tschuktschorum A. Skvorts. Нечасто, на щебнистых склонах гор и сухих речных террасах во всех поясах.

Betula exilis Sukacz. Обычно и широко, от речных пойм до вершин гор, доминирует во многих типах кустарничковых тундр.

— *B. exilis* × *B. middendorffii.* Редко, в лиственничниках на склонах.

— *B. extremiorientalis* Kuzen. et V. Vassil. × *B. middendorffii.* Очень редко, на уступах скал.

B. middendorffii Trautv. et Mey. Нечасто, на склонах сопок в лиственничниках и зарослях кедровника.

B. platyphylla Sukacz. Очень редко, на южных склонах сопок.

Alnus fruticosa Rupr. Обычно, на пойменных террасах рек, у ручьев и водотоков на горных склонах.

Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. Очень редко, в луговинах и зарослях кустарников в поймах рек.

Oxyria digyna (L.) Hill. Редко, в верхнем поясе гор у истоков ручьев, у снежников, водотоков на северных склонах.

Rumex graminifolius Lamb. s. str. Нечасто, на речных аллювиях.

R. protractus Rech. fil. Редко, в сырых низинах в пойме реки.

R. sibiricus Hult. Очень редко, на пойменных террасах рек.

Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Редко, в луговинах у ручьев, снежников в верхнем поясе гор.

P. convolvulus L. Очень редко, на карьерах, в поселке.

P. humifusum Merk ex C. Koch. Редко, на речном аллювии, у дорог, в поселке.

P. tripterocarpum A. Gray. Обычно и широко, в условиях умеренного увлажнения от речных пойм до вершин сопок.

P. viviparum L. Нередко, в луговинах на нивальных местообитаниях в верхнем поясе гор, у водотоков, в поймах горных ручьев.

Chenopodium karoi (J. Murr) Aell. Редко, на речных аллювиях, зарастающих горных полигонах, в поселке.

Claytonia acutifolia Pall.ex Schult. s. str. Обычно, в умеренно влажных лесах и сырых тундрах на горных склонах.

Stellaria arenicola Raup. Очень редко, в пойме реки.

S. ciliatosepala Trautv. Обычно и широко, от речных пойм до вершин сопок, в умеренно увлажненных условиях.

S. dahurica Willd. ex Schlecht. Очень редко, в пойме реки.

S. fischeriana Sér. Нечасто, на аллювиях рек и ручьев.

S. laeta Richards. Очень редко, в поймах горных ручьев.

S. monantha Hult. Редко, на сухих песчано-галечных гривках в поймах рек.

S. peduncularis Bunge. Нечасто, в поясе кедровника, на вырубках горных лиственничников, сухих пойменных террасах, на южных склонах.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str. Нередко, в тундрах верхнего пояса гор, на нивальных местообитаниях.

C. jenissejense Hult. Редко, на пойменных аллювиях рек и ручьев.

Minuartia arctica (Stev. ex Sér.) Graebn. Редко, в щебнистых тундрах и в поясе кедровника в среднем и верхнем поясах гор.

M. biflora (L.) Schinz et Thell. Редко, на нивальных местообитаниях в истоках ручьев, на пойменных террасах горных речек.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. Нередко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause s.l. Нередко, в щебнистых тундрах на склонах и вершинах сопок.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. Обычно, на сухих пойменных террасах, щебнистых склонах и вершинах сопок.

M. verna (L.) Hiern. Редко, на щебнистых южных склонах в нижнем поясе гор.

Arenaria capillaris Poir. s.l. Редко, на щебнистых теплых склонах и вершинах сопок, у скал-останцов.

A. tschuktschorum Regel. Обычно, на сухих пойменных террасах и щебнистых южных склонах сопок.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. Редко, в зарослях пойменных кустарников и в пойменных лесах.

Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeill. Редко, на аллювиях рек.

Silene stenophylla Ledeb. Нередко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhanczikov. Нечасто, у скал, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

G. apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov. Нечасто, у водотоков, в полосах обогащенного стока.

Dianthus repens Willd. Часто, на южных щебнистых склонах и вершинах сопок, на сухих пойменных галечных террасах.

Caltha arctica R. Br. Редко, в сырых низинах речных террас, в озерках и старицах.

Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp. Нередко, на щебнистых склонах и невысоких вершинах сопок, чаще в луговинах.

D. middendorffii Trautv. Редко, в луговинах у скал, в поймах рек.

Aconitum productum Reichenb. Нередко, в луговинах на горных склонах, на пойменных террасах рек, у нор сусликов.

Anemone richardsonii Hook. Обычно, в сырых луговинах у водотоков, в зарослях пойменных кустарников.

A. sibirica L. Обычно, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор, у истоков ручьев, у снежников.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. Редко, на щебнистых южных склонах гор.

P. dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng. Редко, на аллювиях рек.

Ranunculus affinis R. Br. Редко, в сухих луговинах на южных склонах сопок, на сухих речных террасах, у скал.

R. gmelinii DC. Нередко, в озерках и старицах, в канавах у дорог.

R. grayi Britt. Редко, у скал, на щебнистых южных склонах сопок.

R. lapponicus L. Редко, в сырых низинах на шлейфах и в нижних частях склонов сопок, у водотоков, чаще в моховых дернинах.

R. nivalis L. Редко, у снежников и в истоках горных ручьев.

R. pallasii Schlecht. Редко, в пойменных озерках и старицах.

R. sulphureus C.J. Phipps. Редко, у снежников, на аллювиях ручьев.

Thalictrum alpinum L. Нечасто, в умеренно влажных условиях на щебнистых склонах сопок, у водотоков.

Papaver anjuicum Tolm. Нечасто, на щебнистых склонах и вершинах сопок, на галечниках в поймах рек и речек.

P. microcarpum DC. subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

P. nivale Tolm. s.l. Редко, у скал, на щебнистых вершинах гор.

Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino. Нечасто, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

Corydalis arctica M. Pop. Нередко, у водотоков и снежников.

C. sibirica (L. fil.) Pers. Редко, на щебнистых теплых склонах гор, на горных выработках, у дорог, реже на речных террасах. Сорничает.

Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O.E. Schulz. Редко, сорное в поселке, у дорог, на зарастающих горных выработках.

Ermania parryoides (Cham.) Botsch. Нечасто, на щебнистых склонах гор.

Erysimum hieracifolium L. Редко, на сухих речных террасах, на щебнистых южных склонах сопок.

E. pallasii (Pursh) Fern. Редко, на галечниках ручьев, у скал, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag. Очень редко, сорное у дорог, в поселке, в канавах, на речном аллювии.

R. palustris (L.) Bess. Редко, на речном аллювии, в канавах.

Cardamine bellidifolia L. Редко, в истоках ручьев, у снежников, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

C. hyperborea O.E. Schulz. Редко, на аллювиях ручьев, у водотоков.

C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O.E. Schulz. Очень редко, в сырых низинах на террасах рек, реже на свежем аллювии.

Arabis umbrosa Turcz. Редко, на пойменных террасах.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. Нечасто, в лиственничниках на горных склонах и в тундровых сообществах верхнего пояса гор.

Draba cinerea Adams. Редко, на щебнистых склонах гор, у скал.

D. fladnizensis Wulf. Очень редко, у скал, на речных аллювиях.

D. hirta L. Нередко, на аллювиях рек, на щебнистых склонах гор, у скал.

D. juvenilis Kom. Редко, у водотоков, в истоках горных ручьев.

D. lonchocarpa Rydl. Редко, на сухих щебнистых склонах гор.

D. nivalis Liljebl. Нередко, у скал, на щебнистых склонах и вершинах сопок, на высоких сухих речных террасах.

D. parvisiliquosa Tolm. Очень редко, на южных щебнистых склонах сопок.

D. pauciflora R. Br. Очень редко, у снежников и водотоков.

D. pseudopilosa Pohle. Редко, в полосах стока, у снежников, у водотоков выше границы леса.

Rhodiola rosea L. s.l. Редко, на щебнистых южных склонах сопок. на скалах и береговых обрывах.

Saxifraga cernua L. Нередко, в сырых и умеренно влажных условиях на склонах гор и на речных террасах.

S. eschscholtzii Sternb. Редко, у скал, на щебнистых склонах в верхнем поясе гор.

S. foliolosa R. Br. Нередко, в сырых низинах речных террас, в нижних частях горных склонов, у водотоков.

S. funstonii (Small) Fedde. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах сопок, на высоких речных террасах.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. Редко, в умеренно влажных условиях на горных склонах, в долинках горных ручьев.

S. hirculus L. Редко, в сырых низинах в верхнем поясе гор.

S. hyperborea R. Br. Редко, у водотоков, ручьев, снежников.

S. nelsoniana D. Don. Нечасто, во влажных условиях на нагорных террасах, у водотоков, в западинах на горных склонах.

S. nivalis L. Нередко, на щебнистых склонах сопок, у скал.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. Нечасто, но иногда обильно у снежников, в истоках горных ручьев.

S. punctata L. s. str. Нечасто, на открытых щебнистых склонах гор.

S. serpyllifolia Pursh. Редко, в нивальных местообитаниях в верхнем поясе гор — на северных склонах, в истоках горных ручьев.

S. setigera Pursh. Очень редко, на щебнистых склонах и вершинах.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith. Очень редко, у скал, в нивальных условиях на горных склонах.

Chrysosplenium alternifolium L. Нечасто, у водотоков, в сырых расщелинах скал, реже на песчано-галечных речных наносах.

C. tetrandrum (Lund) Th. Fries. Очень редко, у скал, снежников.

Ribes triste Pall. Нередко, на пойменных террасах в рощах и кустарниковых зарослях, на береговых склонах.

Spiraea beauverdiana Schneid. Нередко, на сухих щебнистых склонах гор — от речных долин до вершин невысоких гор.

Rubus arcticus L. Обычно, в луговинах на пойменных террасах, на береговых склонах, у водотоков на горных склонах.

R. chamaemorus L. Нередко, в заболоченных лиственничниках на речных террасах и в нижних частях горных склонов, в кочкарных тундрах.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz. Нередко, на пойменных террасах рек, на южных склонах сопок.

Comarum palustre L. Обычно, у озерков, в сырых западинах на речных террасах.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. Редко, на южных щебнисто-мелкоземистых склонах сопок, у скал, на сухих речных террасах.

P. crebridens Juz. Редко, на щебнистых склонах гор и сухих высоких речных террасах.

P. elegans Cham. et Schlecht. Редко, в щебнистых тундрах на вершинах и в верхних частях склонов гор.

P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky. Очень редко, у снежников, в истоках ручьев только в верхнем поясе гор.

P. nivea L. s. str. Редко, на южных склонах сопок и на сухих высоких террасах рек и ручьев.

P. stipularis L. Нередко, на аллювиях рек, у водотоков.

P. tschukotica Jurtz. et Petrovsky. Нередко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

P. uniflora Ledeb. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах сопок только в верхнем поясе гор.

Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle. Редко, в верхних частях горных склонов, на вершинах сопок, у снежников.

Acomastylis rossii (R. Br.) Greene. Редко, у снежников и водотоков.

Dryas punctata Juz. Обычно и широко, от днищ речных долин до вершин сопок. Доминант многих типов кустарничковых тундр и кустарничковых лиственничников.

Sanguisorba officinalis L. Редко, в поймах и у ручьев.

Rosa acicularis Lindl. s.l. Обычно и местами обильно, в пойменных рощах, в лиственничниках и кедровниках на горных склонах.

Astragalus alpinus L. s. str. Обычно, на речных аллювиях, в луговинах у снежников, в полосах стока, в долинках горных ручьев.

A. frigidus (L.) A. Gray. Редко, в поймах ручьев.

A. schelichowii Turcz. Нечасто, на речных аллювиях.

A. tugarinovii Basil. Очень редко, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор.

Oxytropis czukotica Jurtz. Обычно, в щебнистых тундрах верхнего пояса гор, иногда очень обилен.

O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz. Очень редко, в травяно-кустарничковых тундрах на склонах сопок.

O. maydelliana Trautv. Очень редко, в травяно-кустарничковых тундрах в полосах стока, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

O. ochotensis Bunge. Редко, на щебнистых склонах и вершинах гор.

O. vassilczenkoi Jurtz. s. str. Редко, на пойменных террасах рек и ручьев, на сухих щебнистых склонах сопок.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. Нередко, в луговинах в поймах рек и ручьев, на склонах сопок, у скал.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. Обычно и широко, от пойм до вершин сопок. Доминирует в некоторых типах кустарничковых тундр.

Chamerion angustifolium (L.) Holub. Обычно, на старых гарях, у дорог, на зарастающих горных полигонах, у нор сусликов.

C. latifolium (L.) Holub. Обычно, на галечниках рек и ручьев, на зарастающих полигонах, реже на щебнистых склонах гор.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. Очень редко, у водотоков, в полосах стока.

Hippuris vulgaris L. Редко, в озерках в долине реки.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. Нередко, на щебнистых южных склонах сопок.

Pyrola grandiflora Radius. Обычно, в лиственничниках, кедровниках, в поймах рек и на горных склонах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. Нередко, в лиственничниках, кедровниках, кустарниковых тундрах в долинах рек и на горных склонах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. Обычно и широко, от речных пойм до вершин сопок, в лиственничниках, кедровниках и тундрах.

Rhododendron aureum Georgi. Единственная находка — в долине горного ручья на границе леса с тундрой на южном склоне сопки.

R. parvifolium Adams. Очень редко, в сырых лиственничниках на нагорных террасах, в полосах обогащенного стока.

Cassiope tetragona (L.) D. Don. Нередко, на северных склонах сопок, у снежников, в тундрах верхнего пояса гор.

Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr. Нередко, в сырых западинах речных террас, на заболоченных участках горных склонов.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. Нередко, на шлейфах и в нижних частях горных склонов, в депрессиях речных террас.

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Обычно и широко, от речных пойм до вершин сопок, иногда содоминирует в кустарничковых тундрах.

A. erythrocarpa Small. Нечасто, в поймах рек и в полосах обогащенного стока на горных склонах.

Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange. Обычно и повсеместно, от речных пойм до вершин сопок, в условиях достаточного увлажнения.

V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. Обычно и широко, в условиях от умеренного до недостаточного увлажнения.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. Редко, в сырых лиственничниках на шлейфах и в нижних частях склонов сопок.

Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobk. Редко, в щебнистых тундрах на южных склонах сопок.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. Нередко, на щебнистых вершинах и в верхних частях склонов сопок.

A. septentrionalis L. Нечасто, на южных склонах сопок, сухих речных террасах, на зарастающих горных полигонах в долинах рек.

Gentiana algida Pall. Редко, у снежников и водотоков.

G. glauca Pall. Редко, у водотоков, в долинках горных ручьев.

G. tenella Rottb. Очень редко, в поймах рек и ручьев.

Menyanthes trifoliata L. Очень редко, в озерках в пойме реки.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. Нередко, в луговинах в долинах рек, у водотоков, на нагорных террасах.

P. boreale Adams. Нечасто, у скал, у нор сусликов, на аллювиях рек.

Phlox sibirica L. Очень редко, на щебнистых южных склонах сопок.

Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg. Нечасто, у водотоков, у скал, на щебнистых южных склонах сопок, в нивальных луговинах.

Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky. Нечасто, на щебнистых вершинах и в верхних частях склонов сопок.

E. villosum (Ledeb.) Bunge. Очень редко, у снежников и водотоков.

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. Нередко, на щебнистых южных склонах сопок, в сухих лиственничниках, в кедровниках.

Lagotis minor (Willd.) Standl. Редко, у снежников, водотоков.

Castilleja rubra (Drob.) Rebr. Нечасто, в лугах на речных террасах.

Pedicularis adamsii Hult. Нередко, в щебнистых тундрах на вершинах и в верхних частях склонов сопок, у снежников.

P. amoena Adams ex Stev. Обычно, в дриадовых тундрах верхнего пояса гор, в сухих лиственничниках на горных склонах.

P. labradorica Wirsing. Обычно, в лиственничниках и тундрах нижнего пояса гор.

P. lapponica L. Обычно и широко, от речных пойм до горных вершин, в сырых и умеренно влажных экотопах.

P. oederi Vahl. Редко, у снежников и водотоков.

P. sceptrum-carolinum L. Редко, на пойменных террасах рек.

P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky. Нередко, в сырых низинах в поймах рек, на горных склонах в кустарниках.

P. verticillata L. Нередко, у водотоков, в заболоченных низинах речных террас, реже на шлейфах горных склонов.

Pinguicula villosa L. Очень редко, в сырых моховых сообществах на шлейфах и в нижних частях горных склонов, на речных террасах.

Utricularia vulgaris L. Редко, в озерках в долине реки.

Galium boreale L. Обычно, в луговинах в поймах рек и ручьев, на горных склонах, у скал.

G. densiflorum Ledeb. Редко, на южных склонах сопок, на сухих речных террасах в луговинах у скал.

G. trifidum L. Очень редко, в сырых низинах в долине реки.

Linnaea borealis L. Нечасто, в пойменных лесах и кустарниках.

Adoxa moschatellina L. Редко, в пойменных кустарниках, лесах, в расщелинах сырых скал.

Valeriana capitata Pall. ex Link. Обычно, в поймах рек, в луговинах у водотоков, у снежников.

Campanula uniflora L. Очень редко, на щебнистых вершинах и в верхних частях горных склонов, у скал.

Aster alpinus L. s.l. Нечасто, на щебнистых южных склонах сопок, в луговинах у скал.

Erigeron eriocephalus J. Vahl. Редко, у снежников и водотоков.

E. politus Fries. Редко, среди пойменных кустарников и в лугах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. Нередко, в травяно-кустарничковых тундрах верхнего пояса гор.

Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. Редко, у дорог, на зарастающих горных полигонах.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC. Нередко, на пойменных террасах, в луговинах и среди зарослей кустарников.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobk. Обычно, у водотоков и снежников, в травяно-кустарничковых тундрах в полосах стока.

A. furcata Bieb. Обычно, на щебнистых склонах и вершинах сопок, в разных типах щебнистых тундр.

A. glomerata Ledeb. Нередко, на щебнистых склонах и вершинах сопок.

A. kruhsiana Bess. s. str. Обычно, на сухих пойменных террасах рек и речек, на щебнистых склонах сопок, на осыпях.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke. Обычно, на галечниках рек.

A. tilesii Ledeb. Нередко, в поймах ручьев и речек.

Nardosmia frigida (L.) Hook. Обычно и широко, в пойменных лесах и кустарниках, у водотоков, в полосах стока.

N. glacialis Ledeb. Нечасто, у снежников, в западинах на склонах в верхнем поясе гор.

N. gmelinii Turcz. Редко, на речных аллювиях.

Arnica frigida C.A. Mey. ex Iljin. Нередко, на щебнистых южных склонах сопок.

A. iljinii (Maguire) Iljin. Нередко, в пойменных лесах, у скал.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. Нечасто, в сырых кустарниковых тундрах в речных долинах, у водотоков.

S. congestus (R. Br.) DC. Редко, у озерков, в канавах, на зарастающих горных полигонах.

S. frigidus (Richards.) Less. Нечасто, в полосах обогащенного стока преимущественно в верхнем поясе гор.

S. integrifolius (L.) Clairv. Нередко, в луговинах и травяно-кустарничковых тундрах на южных щебнистых склонах сопок.

S. resedifolius Less. Редко, в полосах обогащенного стока.

S. tundricola Tolm. Редко, в тундрах у снежников, у водотоков.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. Нередко, в щебнистых тундрах только в верхнем поясе гор.

Lactuca sibirica (L.) Maxim. Редко, в луговинах и зарослях пойменных кустарников в долинах рек, реже на свежем аллювии.

Taraxacum andersonii Hagl. Очень редко, на щебнистых склонах сопок в нивальных местообитаниях.

T. lateritium Dahlst. Нечасто, в пойменных лесах и рощах, на обочинах дорог в долинах рек.

T. longicorne Dahlst. Нередко, на галечниках рек и ручьев.

T. sibiricum Dahlst. Редко, на нивальных местообитаниях в глубоких долинках горных ручьев, на перевалах, у снежников.

T. zhukovae Tzvel. Нечасто, у водотоков и снежников в верхнем поясе гор.

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды во флоре окр. пос. Билибино

Семейство	Число видов	%	Род	Число видов
1. *Poaceae*	44	13.2	*Carex*	24
2. *Cyperaceae*	33	9.7	*Salix*	19
3. *Asteraceae*	32	9.4	*Saxifraga*	14
4. *Caryophyllaceae*	23	6.8	*Draba*	9
5. *Salicaceae*	21	6.2	*Potentilla*	8
6. *Brassicaceae*	20	5.9	*Pedicularis*	8
7. *Rosaceae*	18	5.3	*Roegneria*	7
8. *Ranunculaceae*	16	4.7	*Ranunculus*	7
9. *Saxifragaceae*	16	4.7	*Stellaria*	7
10. *Ericaceae*	11	3.2	*Eriophorum*	7
Всего в 10 семействах	234	69.1		
11. *Scrophulariaceae*	10	2.9		
12. *Fabaceae*	10	2.9		
13. *Juncaceae*	10	2.9		

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов во флоре окрестностей пос. Билибино

Географические фракции	Географические группы	Число видов	%
	Долготные		
Циркумполярная	Циркумполярная	109	32.0
	Амфиокеаническая	1	0.3
	Всего во фракции	110	32.3
Евразиатская	Евразиатская	17	5.0
	Сибирская	15	4.4
	Восточносибирская	47	13.8
	Чукотско-охотская	12	3.5
	Всего во фракции	91	26.8
Преимущественно евразиатская	Евразиатско-западноамериканская	18	5.3
	Сибирско-западноамериканская	24	7.1
	Восточноамерикано-евразиатская	2	0.6
	Всего во фракции	44	12.9
Преимущественно американская	Восточносибирско-американская	14	4.1
	Чукотско-американская	4	1.2
	Чукотско-американско-европейская	8	2.4
	Всего во фракции	26	7.7
Амфиберингийская	Сибирско-американская	18	5.3
	Восточносибирско-западноамериканская	35	10.3
	Чукотско-западноамериканская	16	4.7
	Всего во фракции	69	20.3
	Широтные		
Арктическая	Арктическая	16	4.7
	Метаарктическая	47	13.8
	Арктоальпийская	72	21.2
	Всего во фракции	135	39.7
Гипоарктическая	Гипоарктическая	45	13.2
	Гипоарктомонтанная	56	16.5
	Всего во фракции	101	29.7
Бореальная	Арктобореальная	52	15.3
	Бореальная	52	15.3
	Всего во фракции	104	30.6
Всего видов во флоре		340	100.0

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. Нечасто, на щебнистых южных склонах сопок преимущественно в верхнем поясе гор.

C. nana Richars. Редко, на щебнистых склонах сопок, на галечниках ручьев, на зарастающих горных полигонах.

Приведенный перечень видов вряд ли исчерпывает полностью флору окр. пос. Билибино, о чем свидетельствует наличие на смежных территориях еще не менее 20 видов, не встреченных пока в исследуемом районе. Это — отмеченные в бассейне р.Энмынвеем виды *Cystopteris dickieana, Hierochloё pauciflora, Helictotrichon krylovii, Agrostis vinealis* subsp. *kudoi, Poa ochotensis, Carex duriuscula, C. supina* subsp. *spaniocarpa, Salix recurvigemmis, Sagina intermedia, Silene repens, Beckwithia chamissonis, Papaver paucistaminum, Saxifraga grandipetala, Potentilla anachoretica, P. hyparctica, Viola epipsiloides, Cnidium cnidiifolium, Diapensia obovata, Pedicularis sudetica* subsp.

albo-labiata, Artemisia borealis, A. flava. Таким образом, в конкретной флоре окр. пос. Билибино насчитывается явно не менее 350 видов. Такое видовое разнообразие для лесотундровых районов может рассматриваться как показатель значительного флористического богатства (ср. Заславская, Петровский, 1989). Таксономическая структура флоры (табл. 1) указывает на высокую степень ее сходства с флорами примыкающих с севера тундровых территорий (ср. Заславская, 1982; Заславская, Петровский, 1983), в то же время географическая структура флоры свидетельствует (табл. 2) о ее несомненном гипоарктическом характере.

Проблема сохранения на этой территории всего разнообразия сосудистых растений актуальна в связи с возможным разрушением единичных, подчас не повторяющихся в районе экотопов (истоки ручьев в долине р. Коральвеем, береговые обнажения горных пород в долине рек Бол. Кепервеем и Коральвеем, чозениевые рощи в поймах рек и др.). Особому риску подвержены популяции таких видов, как *Helictotrichon krylovii, Roegneria nepliana, Betula platyphylla, Stellaria arenicola, Papaver nivale, Rhododendron aureum, Campanula uniflora, Taraxacum andersonii*. Исчезновение популяций названных таксонов приведет в ряде случаев к заметному сокращению исторических ареалов и природного генофонда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 7—10. / Под ред. А.И. Толмачева, Б.А. Юрцева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1979—1987. — *Заславская (Королева) Т.М.* Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195. — *Заславская Т.М.* Флора тундровой части Анюйского нагорья: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. Т. 1, 2. — *Заславская Т.М., Петровский В.В.* О флоре Люпвеемского горного массива (Анюйское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174. — *Заславская Т.М., Петровский В.В.* Редкие и эндемичные виды флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 106—130. — *Заславская Т.М., Петровский В.В.* К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юрцев Б.А., Галанин А.В., Дервиз-Соколова Т.Г.* и др. Флористические находки в Чукотской тундре. 1, 2 // Нов. сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 283—324; 1975а. Т. 12. С. 302—335. — *Юрцев Б.А., Петровский В.В., Галанин А.В.* и др. Новые флористические находки в Чукотской тундре (1973) // Бот. журн. 1975б. Т. 60. № 6. С. 831—842. — *Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 VIII 1991

УДК 58:579(091) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, №11

Р.А. Удалова

К ИСТОРИИ СОЗДАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ СУККУЛЕНТНЫХ РАСТЕНИЙ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

R.A. UDALOVA. ON THE HISTORY OF THE COLLECTION OF SUCCULENT PLANTS IN ST.-PETERSBURG BOTANICAL GARDEN

В статье рассказывается о старейшей в России коллекции суккулентных растений.

Распространение кактусов в России и увлечение ими связаны с одним из старейших садов страны — Ботаническим садом Ботанического института Российской академии наук. Начало созданию коллекции суккулентных растений было положено в первой половине XVIII в., когда в 1714 г. в Санкт-Петербурге был основан Аптекарский огород (табл. 1). Это был второй по времени основания сад на Руси после Ботанического сада Московского государственного университета. В аптекарских огородах не только выращивались лекарственные растения, их служителям вменялось в обязанность также заводить плодовые и «курьезные и чуждые планты». Кактусы, с которыми европейцы познакомились уже в середине XVI в., появляются в России, вызывая удивление своим необычным видом. Французский путешественник Дешизо, побывав в России в начале XVIII в., с восхищением отзывался о Ботаническом саде С.-Петербурга. Он писал, что в саду выращивались многие тропические растения и суккуленты: цереус, молочай, алоэ, опунции (Турдиев и др., 1974). Уже при первом директоре Аптекарского огорода Иоганне Сигезбеке, возглавлявшем его с 1735 по 1742 г., в оранжереях выращивалось около 200 растений, среди которых было 20 видов алоэ, 35 экз. цереусов, опунции. Культура кактусов была настолько освоена, что в 1755 г. был издан приказ Медицинской канцелярии о продаже «господам и партикулярным людям» лишних растений, в том числе кактусов.

Большую роль в изучении кактусов сыграл Вильгельм Фридрих Карвинский (1779—1855). В 1823 г. Медицинский сад (ранее Аптекарский огород) был преобразован в Ботанический и получил значительные средства на ботанические исследования и экспедиции. Для экспедиции специально приглашали коллекторов и ботаников из других стран. Одним из них и был В.Ф. Карвинский, рекомендованный для поездки в Мексику за сбором растений. Первая экспедиция была организована с 1826 по 1832 г., вторая — с 1840 по 1843 г. Родом из Баварии, Карвинский в молодые годы путешествовал по Бразилии, изучал растительность Мексики, составлял гербарии для европейских музеев. Несмотря на трагические события, сопровождавшие экспедицию 1840—1843 гг. (кораблекрушение, пропажа кубинских сборов), ему удалось привезти в С.-Петербург большую дендрологическую коллекцию, более 2000 листов гербария, а из живых растений — главным образом кактусы (Лукин, 1966). Две находки оказались поистине уникальными: это астрофитум звездчатый *Astropytum asterias* (Zucc.) Lem. и ариокарпус Кочубея *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Lem.) K. Schum., описанный в 1842 г. C. Lemaire первоначально как *Angalonium kotschoubeyanum* Lem. Экземпляры астрофитума звездчатого были отосланы Карвинским в Мюнхен и С.-Петербург, но отсутствие опыта по выращиванию этого кактуса привело вскоре к его гибели (лишь в 1923 г., т.е. через 80 лет, чешскому сборщику кактусов Фричу удалось повторить эту находку).

Ариокарпус был назван в честь министра внутренних дел России графа В.П. Кочубея, которому принадлежит большая заслуга в процветании сада. Из трех экземпляров ариокарпуса Кочубея, найденных Карвинским, один был доставлен в С.-Петербургский ботанический сад, второй подарен семье графа Кочубея, а третий продан в Париже за 1000 франков. Карвинским были найдены и описаны кактусы: димия черепаха *Deamia testudo* (Karw.) Britt. et Rose, копьяпоа коквимбанская *Copiapoa coquimbana* (Karw.) Britt. et Rose, цереус баксанский *Cereus baxaniensis* Karw., хасельтония «троянская колонна» *Haseltonia columna-trajani* Karw., а также агава течуаканская *Agave tehuacanensis* Karw., агава темно-зеленая *A. atrovirens*

ТАБЛИЦА 1

Развитие коллекции растений аридных областей Земли в С.-Петербургском ботаническом саду

Годы	Сведения о наличии или числе таксонов	
	всего	кактусов
1728	Первые сведения о наличии цереусов, опунций, алоэ, молочаев	Число не установлено
1749	35 цереусов и другие кактусы	То же
1755	Продажа лишних экземпляров растений	Продажа лишних экземпляров кактусов
1824	240	Число не установлено
1857	550	377
1873	910	700 (по другим данным — 806)
1889	2103	1026
1897	1731	740
1900	Данные отсутствуют	700
1905	1659	700
1913	1659	700
1914—1940	Данные отсутствуют	Данные отсутствуют
1941	1007	694 (из них 30% — гибриды)
1946	354	297
1970	982	680
1974	1140	804
1977	1330	904
1980	1448	953
1983	1550	1000
1992	1813	1083

Примечание. Использованы данные автора статьи, Архива Ботанического института РАН (1857—1864), а также данные из литературных источников: Липский (1913а, б); Регель (1873); Траутфеттер (1873); Fischer (1824); Фишер-фон-Вальдгейм (1899, 1905); Родионенко (1974).

Karw. ex Salm-Dyck. Его именем были названы виды родов нопалея (*Nopalea karwinskiana* (Salm-Dyck) K. Schum.), мамиллярия (*Mammillaria karwinskiana* Mart.), агава (*Agave karwinskii* Zucc.).

Глубокий след в развитии цветоводства в России и обогащении коллекций Ботанического сада С.-Петербурга оставил Эдуард Людвигович Регель (1814—1892). В 50-х годах XIX в. сад обладал едва ли не крупнейшей в Европе коллекцией живых растений (более 16 тыс. видов). Самим Регелем было описано около 1000 видов цветковых растений, среди которых много кактусов и прочих суккулентов. Назовем некоторые из них: гимнокактус шишкососковый *Gymnocactus conothelos* (Regel et Klein) Backeb., рипсалидопсис Гертнера *Rhipsalidopsis gaertneri* (Regel) Moran, крассула Шмидта *Crassula schmidtii* Regel, несколько видов агав (*Agave maximowicziana* Regel, *A. maculata* Regel), седумов (*Sedum maximowiczii* Regel) и др.

В годы, когда директором Ботанического сада был Регель, коллекция суккулентных растений была достаточно крупной. Так, в 1857—1858 гг. в ней насчитывалось более 550 таксонов. Это прежде всего кактусы (377 видов и разновидностей), а также растения из семейства лилейных, агавовых, ластовневых (всего представители 11 семейств). В коллекции было много видов *Mammillaria* и *Coryphantha*, 61 таксон *Opuntia*. Были представлены роды *Leuchtenbergia, Notocactus, Gymnocalycium, Echinofossulocactus* и др. Наивысшего расцвета коллекция суккулентов достигает к 1889 г. (табл. 1): 2103 таксона (из них кактусов — 1026). В дальнейшем, согласно данным за 1897, 1900, 1905 и 1913 г., число суккулентов сократилось до 1700 видов и разновидностей, в том числе кактусов — до 700—740 таксонов. Сведения об объеме суккулентной коллекции за период с 1913 по 1940 г., к сожалению, отсутствуют.

Перед Великой Отечественной войной (данные на январь 1941 г.) во всей коллекции растений аридных областей насчитывалось немногим более 1000 видов и разно-

видностей, из них кактусов — 694 таксона, 2/3 которых являлись сравнительно малоценными: *Opuntia* — 112, *Echinopsis* — 57, *Epiphyllum* — 90 таксонов. В саду выращивались 64 вида *Mammillaria*, 30 — *Rhipsalis*, 20 — *Echinocereus* и 20 видов *Ferocactus*. Из более редких видов кактусов были представлены *Leuchtenbergia, Ariocarpus, Lophophora, Obregonia, Gymnocalycium, Notocactus*. Помимо кактусов, надо отметить представителей еще 54 родов, относящихся к 18 семействам. Наиболее хорошо были представлены следующие семейства: *Agavaceae* (5 родов; 178 таксонов), *Asclepiadaceae* (6; 50), *Asphodelaceae* (3; 165), *Crassulaceae* (11; 42), *Euphorbiaceae* (40 видов рода *Euphorbia*). В некоторых родах насчитывалось большое число видов (например, в *Agave* — 115, в *Aloe* — 60 таксонов).

Огромный ущерб коллекциям Ботанического сада Ботанического института был нанесен во время войны 1941—1945 гг. В блокадном Ленинграде почти полностью погибли тропические растения, а бóльшую часть спасенных составляли кактусы и некоторые другие суккуленты. По данным на 1947 г., «пережили» блокаду немногим более 800 экз. кактусов (61 род, 297 видов и разновидностей) и 241 экз. других суккулентов (14 родов, 57 видов). Всего же было спасено в блокаду более 1000 экз. суккулентов, представляющих 19 семейств, 75 родов, 354 вида и разновидности. Заслуга в спасении этих растений принадлежит прежде всего агроному Николаю Ивановичу Курнакову. Трудно себе представить, все это огромное «колючее хозяйство» он держал в своей квартире. Ведь только цереусов было спасено 48 экз., трихоцереусов — 59, гимнокалициумов — 55 и так далее. Значительная часть из них — это растения, выращенные из семян в 30-е годы; многие были получены от фирмы Хааге, от монографа семейства кактусовых C. Backeberg.

После войны на первом этапе восстановления коллекция увеличивалась главным образом количественно. В 1946 г. усилиями Георгия Ивановича Родионенко (заведующего садом с 1970 по 1980 г.) была доставлена партия крупномерных субтропических растений из Сухуми, в том числе большое количество экземпляров и видов агав и юкк. Среди них была юкка «слоновая нога» *Yucca elephantipes* Regel, описанная в 1859 г. Регелем из С.-Петербургского ботанического сада. В 50—70-х годах большую роль в развитии коллекции сыграла агроном Надежда Георгиевна Вьюгина, руками которой было выращено много редких видов кактусов.

В основу современного научного комплектования оранжерейных коллекций С.-Петербургского ботанического сада положены следующие принципы: 1) полнее представить все многообразие растительного мира, т.е. собрать представителей максимально большего числа семейств и родов; 2) показать типовые, эндемичные, реликтовые и декоративные виды; 3) полнее собрать растения из различных флористических областей; 4) показать растения различных жизненных форм.

Исходя из этих принципов комплектуется и суккулентная коллекция. Однако задачи ее несколько шире, чем накопление только суккулентов. В ней представлены также каудексовидные растения и ксерофиты. В настоящее время в коллекции собраны представители 273 родов — это более 1800 таксонов, относящихся к 34 семействам (табл. 2). Наиболее полно представлено семейство кактусовых (150 родов, 1083 таксонов).

Географический анализ[1] показал, что в коллекции имеются растения из 5 флористических царств Земли (табл. 3). Наиболее полно в коллекции представлены растения аридных областей Неотропического, Палеотропического и Голарктического царств. Значительное число родов — эндемичные растения. В коллекции достаточно полно представлена кактусовая флора высокогорных андийских и прибрежных перуанско-чилийских пустынь, пустынь Аризоны и Соноры с растениями-доминантами: *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. et Rose, *Lemaireocereus thurberi* (Engelm.) Britt. et Rose, *Ferocactus emoryi* (Engelm.) Backeb., *F. acanthodes* (Lem.) Britt. et Rose.

Ценными поступлениями за последние годы были привезенные Олегом Владимировичем Зайцевым в 1981 г. с о-ва Мадагаскар эндемичные виды: *Didierea trollii* Capuron et Rauh, *Alluaudia procera* Drake, *A. montagnacii* Rauh, которые интродуци-

[1] Анализ проводился по книге А.Л.Тахтаджяна «Флористические области Земли» (1978).

ТАБЛИЦА 2

Коллекция растений аридных областей Земли в С.-Петербургском ботаническом саду

Семейства	1941 г.		1992 г.	
	число родов	число таксонов	число таксонов	роды
Agavaceae	5	178	71	*Agave, Beschorneria, Furcraea, Hesperaloe, Manfreda, Yucca*
Aizoaceae	10	17	74	*Aptenia, Astridia, Bergeranthus, Carruanthus, Cheiridopsis, Conophytum, Delosperma, Ebracteola, Faucaria, Fenestraria, Frithia, Gibbaeum, Glottiphyllum, Lampranthus, Lithops, Orthopterum, Oscularia, Pleiospilos, Rhombophyllum, Trichodiadema, Titanopsis*
Anacardiaceae	—	—	1	*Pachycormus*
Apocynaceae	—	—	4	*Adenium, Pachypodium*
Araliaceae	—	—	1	*Cussonia*
Asclepiadaceae	6	50	51	*Caralluma, Ceropegia, Cynanchum, Decabelone, Echidnopsis, Föckea, Hoodia, Huernia, Orbea, Raphionacme, Pachycarpus, Piaranthus, Sarcostemma, Stapelia, Tylophora*
Asphodelaceae	3	165	120	*Aloe, Astroloba, Bulbine, Gasteria, Haworthia, Lomatophyllum*
Asteraceae	3	6	28	*Othonna, Senecio*
Balsaminaceae	—	—	1	*Impatiens*
Begoniaceae	—	—	2	*Begonia*
Bromeliaceae	2	10	7	*Bromelia, Dyckia, Puya*
Burseraceae	—	—	3	*Bursera, Commiphora*
Cactaceae	65	694	1083	148 родов: *Acanthocalycium, Acanthorhipsalis, Ancistrocactus, Aporocactus, Arequipa, Ariocarpus, Armatocereus, Astrophytum, Aylostera, Aztekium, Blossfeldia, Brasiliopuntia, Buiningia, Carnegiea, Cephalocereus, Cereus, Chamaecereus, Cleistocactus, Cochemiea, Coloradoa, Consolea, Copiapoa, Corryocactus, Corynopuntia, Coryphantha, Cryptocereus, Dendrocereus, Denmoza, Disocactus, Dolichothele, Echinocactus, Echinocereus, Echinofossulocactus, Echinomastus, Echinopsis, Encephalocarpus, Epiphyllum, Epithelantha, Erythrorhipsalis, Escobaria, Espostoa, Eulychnia, Ferocactus, Frailea, Gymnocactus, Gymnocalycium, Haageocereus, Hamatocactus, Hatiora, Homalocephala, Hylocereus, Islaya, Lepismium, Leuchtenbergia, Lobivia, Lophophora, Mammillaria, Mamillopsis, Matucana, Melocactus, Myrtillocactus, Neobesseya, Neobuxbaumia, Nyctocereus, Opuntia, Oreocereus, Oroya, Ortegocactus, Pachycereus, Parodia, Pelecyphora, Pereskia, Pilosocereus, Rebutia, Rhipsalidopsis, Rhipsalis, Roseocactus, Schlumbergera, Selenicereus, Strombocactus, Sulcorebutia, Tephrocactus, Thelocactus, Trichocereus, Turbinicarpus, Uebelmannia, Weingartia, Wigginsia, Wilcoxia* и др.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Семейства	1941 г.		1992 г.	
	число родов	число таксонов	число таксонов	роды
Commelinaceae	—	—	4	*Cyanothis, Tradescantia*
Convolvulaceae	—	—	2	*Ipomoea, Merremia*
Crassulaceae	11	42	220	24 рода: *Adromischus, Aeonium, Aichryson, Bryophyllum, Chiastophyllum, Cotyledon, Crassula, Dudleya, Echeveria, Graptopetalum, Greenovia, Kalanchoe, Monanthes, Pachyphytum, Sedum, Sempervivella, Sempervivum, Sinocrassula, Thompsonella, Villadia* и др.
Cucurbitaceae	—	—	7	*Coccinea, Kedrostis, Momordica, Seyrigia, Xerosicyos*
Didiereaceae	—	—	4	*Alluaudia, Didierea*
Dioscoreaceae	1	2	3	*Dioscorea*
Euphorbiaceae	1	40	69	*Euphorbia, Monadenium, Pedilanthus, Synadenium*
Fouquieriaceae	—	—	4	*Fouquieria* (включая *Idria*)
Geraniaceae	—	—	3	*Pelargonium*
Hyacynthaceae	—	—	3	*Bowiea, Veltheimia*
Lamiaceae	—	—	2	*Coleus, Plectranthus*
Moraceae	—	—	1	*Dorstenia*
Nolinaceae	2	11	10	*Dasylirion, Nolina*
Oxalidaceae	—	—	2	*Oxalis*
Passifloraceae	—	—	2	*Adenia*
Piperaceae	1	1	4	*Peperomia*
Portulacaceae	1	5	10	*Anacampseros, Portulacaria*
Rubiaceae	—	—	1	*Hydnophytum*
Urticaceae	—	—	1	*Pelea*
Vitaceae	1	1	8	*Cissus, Cyphostemma*
Welwitschiaceae	1	1	1	*Welwitschia*
Xanthorrhoeaceae	—	—	4	*Xanthorrhoea*
Zygophyllaceae	—	—	1	*Larrea*

Примечание: «—» — отсутствие данного семейства в коллекции. Для семейств *Cactaceae* и *Crassulaceae* приведены наиболее ценные роды.

ТАБЛИЦА 3

Географический анализ коллекции растений засушливых областей Земли в С.-Петербургском ботаническом саду

Хориономические категории	Роды, представленные в коллекции
	Голарктическое царство
1. Бореальное подцарство	*Sedum, Sinocrassula*
2. Древнесредиземноморское подцарство	*Aeonium, Aichryson, Caralluma, Euphorbia, Greenovia, Kalanchoe, Monanthes, Sedum, Sempervivum, Senecio*
3. Мадреанское (Сонорское) подцарство	*Agave, Beschorneria, Bursera, Cissus, Cremnophila, Dasylirion, Dudleya, Echeveria, Fouquieria, Graptopetalum, Hesperaloe, Larrea, Manfreda, Merremia, Nolina, Pachycormus, Pachyphytum, Pedilanthus, Sedadia, Sedum, Thompsonella, Tradescantia, Villadia, Yucca* *Cactaceae*: *Astrophytum, Aztekium, Carnegiea, Cephalocereus, Cochemiea, Coryphantha, Cryptocereus, Echinocereus, Dolichothele, Echinocactus, Epithelantha, Escobaria, Ferocactus, Homalocephala, Lemaireocereus, Leuchtenbergia, Lophophora, Mammillaria, Myrtillocactus, Opuntia* и др.
	Палеотропическое царство
1. Африканское подцарство	*Adenia, Adenium, Adromischus, Anacampseros, Aptenia, Begonia, Bowiea, Caralluma, Carruanthus, Ceropegia, Cissus, Coleus, Commiphora, Cotyledon, Crassula, Cussonia, Cynanchum, Cyphostemma, Decabelone, Dorstenia, Ebracteola, Echidnopsis, Euphorbia, Fenestraria, Frithia, Fockea, Gibbaeum, Hoodia, Huernia, Kalanchoe, Kedrostis, Lithops, Monadenium, Pachypodium, Plectranthus, Portulacaria, Raphionacme, Rhipsalis, Rhombophyllum, Sarcostemma, Senecio, Stapelia, Synadenium, Trichodiadema, Welwitschia*
2. Мадагаскарское подцарство	*Alluaudia, Bryophyllum, Ceropegia, Cynanchum, Didierea, Euphorbia, Kalanchoe, Lomatophyllum, Pachypodium, Senecio, Xerosycios*
3. Индо-Малезийское подцарство	*Euphorbia, Sempervivella*
	Неотропическое царство
1. Карибская область	*Agave, Bromelia, Cissus, Pedilanthus* *Cactaceae*: *Acanthocereus, Consolea, Cylindropuntia, Disocactus, Hylocereus, Lepismium, Melocactus, Myrtillocactus, Neolloydia, Nopalxochia, Opuntia, Pereskia, Pereskiopsis, Pilosocereus, Rhipsalis, Ritterocereus, Selenicereus* и др.
2. Область Гвианского нагорья	*Puya*
3. Амазонская область	*Hylocereus, Melocactus*
4. Бразильская область	*Aylostera, Blossfeldia, Buiningia, Cereus, Cleistocactus, Disocactus, Echinopsis, Erythrorhipsalis, Frailea, Gymnocalycium, Hatiora, Melocactus, Morawetzia, Pereskia, Pseudolobivia, Rhipsalidopsis, Rhipsalis, Schlumbergera, Uebelmannia*
5. Андийская область	*Oxalis, Piperomia, Puya, Tradescantia* *Cactaceae*: *Arequipa, Borzicactus, Calymmanthium, Chamaecereus, Cleistocactus, Copiapoa, Corryocactus, Espostoa, Frailea, Gymnocalycium, Haageocereus, Lobivia, Melocactus, Opuntia, Oreocereus, Oroya, Parodia, Quiabentia, Rebutia, Rhipsalis, Trichocereus, Wigginsia*

Хориономические категории	Роды, представленные в коллекции
	Капское царство
	Adromischus, Aloe, Astroloba, Bergeranthus, Bulbine, Cephalophyllum, Crassula, Conophytum, Delosperma, Dioscorea, Euphorbia, Faucaria, Gasteria, Glottiphyllum, Haworehia, Huernia, Lampranthus, Othonna, Oscularia, Pleiospilos, Senecio, Sphalmanthus, Stapelia, Stomatium, Veltheimia, Pachycarpus
	Голантарктическое царство
1. Чилийско-Патагонская область	Cactaceae: *Acanthocalycium, Demnoza, Echinopsis, Echinocereus, Frailea, Gymnocalycium, Helianthocereus, Lobivia, Neochilenia, Neoporteria, Notocactus, Parodia, Rebutia, Soehrensia, Tephrocactus, Trichocereus, Wigginsia* и др.

рованы впервые в истории сада (вероятно, и в России). Также впервые в С.-Петербургском ботаническом саду введены в культуру *Fouquieria* (4 вида), *Pachypodium* (4), *Adenium obesum* (Forsk.) Roem et Schult., *Xerosycios* (3), *Cyphostemma* (2 вида).

В коллекции бережно сохраняются экземпляры растений, культивируемые с начала нашего столетия и даже с конца XVIII в.

Назовем некоторые из них: *Hatiora salicornioides* (Haw.) Britt. et Rose (1868, фирма Ребю);[2] *Euphorbia ingens* C. Mey. (1879, фирма Де-Ле); *Gymnocalycium monvillei* (Lem.) Britt. et Rose (1884, фирма Ребю); *Myrtillocactus geometrizans* (Mart.) Cons. (1894, Палермо); *Cereus peruvianus* (L.) Mill. f. *monstrosus* Hort. (1900, Эрфурт, фирма Хааге); *Ferocactus stainesii* (Hook.) Britt. et Rose (1905); *Agave attenuata* Salm-Dyck (1924, Мюнхен); *Haworthia fasciata* (Willd.) Haw. (1925, Палермо). Более 130 лет культивируется в саду кактус «царица ночи» — 4 вида рода *Selenicereus*.

Все вышеизложенное позволяет нам прийти к выводу, что коллекция растений аридных областей Земли в Ботаническом саду Ботанического института Российской академии наук является старейшей в России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архив Ботанического института РАН. Ф. 273. Оп. 19. Д. 208. 1857—1858 гг.; Д. 211. 1858—1859 гг.; Д. 212—213. 1863—1864 гг. (Генеральный каталог живых растений Ботанического сада С.-Петербурга). — *Липский В.И.* Императорский С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). СПб., 1913а. 408 с. — *Липский В.И.* Краткий путеводитель по Ботаническому саду Петра Великого. СПб., 1913б. 96 с. — *Лукин Б. В.* Экспедиция Петербургской Академии наук в Мексику и на Кубу // Вестн. Академии наук. 1966. № 7. С. 109—113. — *Регель Э. Л.* Путеводитель по Императорскому С.-Петербургскому Ботаническому саду. СПб., 1873. 147 с. — *Родионенко Г.И.* Ботанический сад Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР за 150 лет его существования (1823—1973) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1699—1709. — *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л. : Наука, 1978. 247 с. — *Траутфеттер Р.Э.* Краткий очерк истории Императорского С.-Петербургского Ботанического сада. СПб., 1873. 160 с. — *Турдиев С., Седых Р., Эрихман В.* Кактусы. Алма-Ата: Кайнар, 1974. 267 с. — *Фишер-фон-Вальдгейм А.А.* Исторический очерк Императорского С.-Петербургского сада за последнее 25-летие его с 1873 по 1898 г. СПб., 1899. 308 с. — *Фишер-фон-Вальдгейм А.А.* Иллюстрированный путеводитель по Императорскому Ботаническому саду. СПб., 1905. 301 с. — *Fischer F.E.L.* Index plantarum anno 1824 in Horto botanico Imperiali Petropolitano vigentium. Petropoli, 1824. 74 S.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 II 1992

[2] В скобках указаны год и место получения растений.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Д.Н. Темнискова-Топалова, Н.Г. Огнянова-Руменова

НОВАЯ НОМЕНКЛАТУРНАЯ КОМБИНАЦИЯ В РОДЕ *ACTINOCYCLUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

D.N. TEMNISKOVA-TOPALOVA, N.G. OGNYANOVA-RUMENOVA. A NEW NOMENCLATURE COMBINATION IN THE GENUS *ACTINOCYCLUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

В 1990 г. в Ботаническом журнале (том 75, № 9) нами был описан новый пресноводный вид рода *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk. Последующие исследования неогеновых пресноводных представителей родов *Coscinodiscus* Ehr., *Pontodiscus*, *Actinocyclus* Ehr. (Bradbary, 1984; Хурсевич и др., 1990) послужили причиной ревизии описанного нами вида *Pontodiscus makarovae* Temnisk. et Ognjan. (Темнискова-Топалова, Огнянова-Руменова, 1990 : 1287) и перевода его в род *Actinocyclus*.

Actinocyclus makarovae **(Temnisk. et Ognjan.) Temnisk. et Ognjan. comb. nov.** — *Pontodiscus makarovae* Temnisk. et Ognjan. 1990, Бот. журн. 75, 9 : 1287.

Проведенные нами биостратиграфические исследования неогеновых отложений Софийского бассейна позволили уточнить стратиграфический диапазон вида — поздний миоцен. Вид в массе распространен в скважинах С-1 д. Голяновцы, С-1113 д. Доброславци, С-14 д. Катина и в раскрытии у д. Драговищица.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Темнискова-Топалова Д.Н., Огнянова-Руменова Н.Г. Новый вид рода *Pontodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1286—1287. — *Хурсевич Г.К., Моисеева А.И., Козыренко Т.Ф., Рубина Н.В.* Новые таксоны рода *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) из неогеновых пресноводных отложений СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1439—1442. — *Bradbary J. P.* Fossil *Actinocyclus* species from freshwater Miocene deposits in China and the United States // Proceedings of the Seventh International Diatom Symposium. Philadelphia, August 22—27, 1982. Koenigstein: Koeltz, 1984. P. 157—171.

Институт ботаники
София, Болгария

Получено 16 I 1992

УДК 582.977(479)

Ю.Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *DIPSACACEAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА

Yu.L. MENITSKY. THE SYNOPSIS OF SPECIES OF THE FAMILY *DIPSACACEAE* OF THE CAUCASIAN FLORA

Приведен список дикорастущих видов сем. *Dipsacaceae* флоры Кавказа.

В настоящей работе составлен список видов сем. *Dipsacaceae* Juss. по системе, принятой во «Флоре СССР» (Бобров, 1957). Указания на распространение (по материа-

лам Кавказского гербария LE и литературным данным) даны по принятым для «Конспекта флоры Кавказа» основным районам (Меницкий, 1991), цитация и синонимика приведены сокращенно в соответствии с ранее использованной методикой (Меницкий, 1991а,б; Михеев, 1992).

Tribus 1. *Knautieae* Van Tieg.

1. *Knautia* L.

1. *K. arvensis* (L.) Coult. 1824. — *Scabiosa arvensis* L. 1753. — *S. campestris* Andrz. ex Bess. 1822. — ЦК. Указан для всех районов Северного Кавказа (Гроссгейм, 1934 : 53; Галушко, 1980 : 128); ЗЗ; ЦЗ; ЮЗЗ (Гроссгейм, 1934 : 53; Шхиян, 1952 : 89).
2. *K. montana* (Bieb.) DC. 1830. — *Scabiosa montana* Bieb. 1808. — *Knautia heterotricha* C. Koch, 1851. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
3. *K. involucrata* Somm. et Levier, 1893. — *K. integrifolia* C. Koch, 1851, non Bertol. 1835. — *K. flaviflora* Borb. 1894. — ЗК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.
4. *K. orientalis* L. 1753. — *K. propontica* L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 1666. — Указан для ЗЗ (Рион.-Квир.: Гроссгейм, 1934 : 53), указание сомнительное, гербарных образцов в TBI (Шхиян, 1952) и LE нет.

Tribus 2. *Dipsaceae*

2. *Dipsacus* L.

1. *D.laciniatus* L. 1753. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т.
2. *D.fullonum* L.1753. — *D.sylvestris* Huds.1763. — Указан для ЗП (Аз.-Куб.,Галушко,1980 : 129); ЦК;СЗЗ (Гроссгейм,1934 : 48,sub *D.sativus* (L.) Honck.).
3. *D.gmelinii* Bieb.1808. — ВП.
4. *D.pilosus* L.1753. — ЗП;ЗК;ЦК;ВК;СЗЗ;ЗЗ;ЦЗ;ВЗ.
5. *D.strigosus* Willd.ex Roem.et Schult. 1818. — *Virga strigosa* (Roem.et Schult.) Holub, 1964. — ЗП; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для всех районов Северного Кавказа (Гроссгейм, 1934 : 48; Галушко, 1980 : 130).

3. *Cephalaria* Schrad. ex Roem. et Schult.

1. *C.gigantea* (Ledeb.) Bobr. 1932. — *Scabiosa gigantea* Ledeb. 1811. — *S.elata* Hornem. 1813. — *Cephalaria caucasica* Litw.1908. — *Lepicephalus caucasicus* (Litw.) Litw. 1916. — *Cephalaria sosnowskyi* Kolak. 1941. — *Scabiosa tatarica* auct.non L.: Bieb. 1808. — ЗП; ЗК; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
2. *C.litvinovii* Bobr. 1932. — *Scabiosa tatarica* auct.non L.: Gmel. 1774. —ЗП (З.Ставр.).
3. *C.balkharica* E.Busch,1936. — *C.gigantea* auct.non (Ledeb.)Bobr.: Бобр.1957. — ЗК;ЦК;ВК;ЗЗ. Указан для ЦЗ (Шхиян,1952:84).
4. *C.procera* Fisch.et Lallem.1840. — ЗЗ;ЦЗ;ВЗ;ЮЗЗ;ЮЗ.
5. *C.kotschyi* Boiss. et Hohen. 1849. — *C.procera* var.*kotschyi* (Boiss.et Hohen.) Boiss. 1875. — *C.grossheimii* Bobr. 1932. — *C.tchihatchewii* auct. non Boiss.: Бобр. 1932; Гроссг. 1934; Прилипко, 1961; Шхиян, 1969, Тр. Бот. ин-та АН ГССР, 26 : 96. — ЮЗ; Т.
6. *C.brevipalea* (Somm.et Levier) Litw. 1908. — *C.tatarica* var.*brevipalea* Somm.et Levier, 1893. — *C.svanetica* Kolak. 1941. — ЗК; ЗЗ.
7. *C.calcarea* Albov, 1895. — ЗК; ЗЗ.
8. *C.nachiczevanica* Bobr. 1957. — ЮЗ.
9. *C.armeniaca* Bordz. 1912. — *Lepicephalus armeniacus* (Bordz.) Bordz. 1928. — *Cephalaria pilosa* auct. non Boiss.et Huet: Гроссг. 1934; Бобр. 1957. — ЮЗЗ; ЮЗ.
10. *C.coriacea* (Willd.) Steud. 1821. — *Scabiosa coriacea* Willd.1801. — *S.cretacea* Pall. 1795, nom. nud.: Bieb. 1808, nom. illeg. — *Cephalaria cretacea* Roem.et Schult.

1818. — *C.uralensis* var. *cretacea* Boiss. 1875. — ЗП; ЗК; ЦК; СЗЗ. Указан для ЗЗ (Шхиян, 1969 : 105).
11. *C.uralensis* (Murr.)Schrad. ex Roem. et Schult. 1818. — *Scabiosa uralensis* Murr. 1782. — *S.corniculata* Waldst.et Kit. 1802. — *Cephalaria centauroides* var.*uralensis* (Murr.) DC. 1830. — ЗП; ВК; ВЗ.
12. *C.media* Litw. 1908. — *C.uralensis* var. *cretacea* Somm. et Levier, 1900. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ (Шхиян, 1952 : 82).
13. *C.velutina* Bobr.1932. — ВК;
14. *C.daghestanica* Bobr. 1932. — *C.charadzeae* Schchian, 1965. — ЦК; ВК.
15. *C.microdonta* Bobr. 1929. — ЗП; ВК; ЦЗ; ВЗ.
16. *C.transsylvanica* (L.) Roem. et Schult. 1818. — *Scabiosa transsylvanica* L. 1753. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ.
17. *C.aristata* C.Koch, 1851. — *C.calva* Boiss. et Bal. 1859. — *C.sintenisii* Freyn, 1894. — *C.gracilis* Bordz. 1912. — *C.armena* Grossh. 1920. — *C.hajastana* Grossh. 1934. — ЦЗ; ЮЗ. Указан для ЗЗ (Гроссгейм, 1934 : 49); ЮЗЗ (Шхиян, 1952 : 79; 1969 : 116).
18. *C.syriaca* (L.) Roem. et Schult. 1818. — *Scabiosa syriaca* L. 1753. — *S.dichotoma* Lam. 1791. — *Lepicephalus syriacus* (L.) Lag. 1816. — *Cephalaria vaillantii* Schott ex Roem.et Schult. 1818. — *C.boissieri* Reut. 1856. — *C.transcaucasica* (Bobr.) Galuschko, 1980, Фл.Сев. Кавк. 3 : 130. ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ВК (Гроссгейм, 1934 : 50; Бобров, 1957 : 48).

4. *Pterocephalus* Vaill. ex Adans.

1. *P.plumosus* (L.) Coult. 1823. — *Knautia plumosa* L. 1771. — *Scabiosa papposa* L. 1753, nom. conf. — *S.plumosa* (L.) Smith, 1806. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 262).

Tribus 3. *Scabioseae* Van Tieg.

5. *Succisa* Hall.

1. *S.pratensis* Moench, 1794. — *Scabiosa succisa* L. 1753. — *Lepicephalus succisa* (L.) Eichw. 1830. — ЗК; ЗЗ. Указан для ЦЗ (Гроссгейм, 1934 : 52).

6. *Succisella* G.Beck

1. *S.inflexa* (Kluk) G.Beck, 1893. — *Scabiosa inflexa* Kluk, 1786. — *Succisa australis* Wulfen, 1805. — *S.inflexa* (Kluk) Jundz. 1830. — *Lepicephalus inflexus* (Kluk) Eichw. 1830. — ЗЗ. Указан для ЗК (Галушко, 1980 : 133).

7. *Scabiosa* L.

1. *S.isetensis* L. 1767. — *S.rupestris* Bieb. 1808. — ЗП;ЦК.
2. *S.caucasica* Bieb. 1808. — ЗК;ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.
3. *S.olgae* Albov, 1894. — ЗЗ.
4. *S.gumbetica* Boiss. 1875. — ВК.
5. *S.argentea* L. 1753. — *S.ucranica* var.*virgata* Grossh.1920. — *S.virgata* (Grossh.) Grossh. 1924 — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.
6. *S.ucranica* L. 1762. —ЗП; ВП; ВК; ЗЗ; ЦЗ.
7. *S.micrantha* Desf. 1808. — *S.biebersteinii* Roem. et Schult. 1818. — *S.sicula* auct.non L.: Bieb. 1808. — ЗП; ВП; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; Т. Указан для ЗК (Галушко, 1980 : 135).
8. *S.persica* Boiss. 1849. — *S.setulosa* Fisch. et Mey. 1854. — *S.palaestina* var. *icrocephala* Boiss. 1875; *S.palaestina* var. *persica* (Boiss.) Boiss. 1875. — *S.talyschensis* Fomin, 1908. — *S.microcephala* (Boiss.) Grossh. 1934, non Nym. 1855. — ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т.

9. *S.rotata* Bieb. 1819. — *S.stellata* auct. non L.: Bieb.1808. — ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. Указан для ЦК (Гроссгейм, 1934 : 59; Галушко, 1980 : 135).

10. *S.olivieri* Coult. 1823. — Ю.З.

11. *S.ochroleuca* L. aggr.

11a. *S.ochroleuca* L. 1753. — *S.columbaria* subsp.*ochroleuca* (L.) Éelak. 1873. — *S.georgica* Sulak. 1927. — ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ.

11b. *S.bipinnata* C.Koch, 1843. — *S.svanica* Schchian, 1951. — *S.ochroleuca* auct.non L.: Bieb.1808, et al. — *S.maritima* auct. non L.:Boiss. 1875, p.p.; Гроссг. 1934. — ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ.

11c. *S.imeretica* (Somm. et Levier) Sulak. 1927. — *S.ochroleuca* var.*imeretica* Somm.et Levier, 1900. — *S.ochroleuca* var. *calcarea* Albov, 1895. — *S.calcarea* (Albov) Sulak. 1927. — *S.schaorica* Kem.-Nath. 1931. — ЗЗ.

11d. *S.sosnowskyi* Sulak. 1927. — СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ.

11e. *S.correvoniana* Somm. et Levier, 1893. — ЗК; ЗЗ. Указан для ЦЗ (Шхиян, 1965 : 26).

12. *S.columbaria* L. aggr.

12a. *S.columbaria* L. 1753. — ? *S.lagodechiana* Sosn. 1914. — *S.purpurea* Sulak. 1927. — *S.meskhetica* Schchian,1951. — *S.crinita* auct.non Kotschy et Boiss.: Сулак. 1927, et al. — ВК;ЗЗ;ЦЗ;ВЗ;ЮЗЗ;ЮЗ.

12b. *S.owerinii* Boiss. 1875. — ? *S.lagodechiana* Sosn. 1914, sec. Бобр. 1957. — *S.alexeenkoana* Sulak. 1927. — ВК. Указан для ВЗ (Бобров, 1957 : 83; Прилипко, 1961 : 110).

12c. *S.crinita* Kotschy et Boiss. 1875. — ЮЗЗ.

12d. *S.hyrcanica* Stev. 1856. — *S.columbaria* var. γ. Bieb. 1808. — *S.pyrenaica* auct.non All.: C.A.Mey. 1831. — Т.

12e. *S.velenovskiana* Bobr. 1957. — *S.dubia* Velen. 1891, non Moench, 1777. — ЗЗ. Указан для ЮЗЗ (Гроссгейм, 1934 : 56; Шхиян, 1952 : 109; Бобров, 1957 : 83).

12f. *S.colchica* Stev. 1856. — *S.letschchumensis* Kem. -Nath. 1931. — ЗЗ.

12g. *S.amoena* Jacq. f. 1813. — *S.columbaria* var.*grisea* Somm. et Levier, 1900. — *S.grisea* (Somm.et Levier) Grossh. 1920; Сулак. 1927, comb. superfl. — ЗЗ; Т.

12h. *S.adzharica* Schchian, 1953. — ЗЗ; ЮЗЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е.Г. Сем. Ворсянковые — *Dipsacaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 10—91. — *Галушко А.И.* *Dipsacaceae* Juss. — Ворсянковые // Флора Северного Кавказа. Ростов: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1980. Т. 3. С. 128—137. — *Гроссгейм А.А.* Сем. *Dipsacaceae* Lindl. — Ворсянковые // Флора Кавказа. Баку: Изд-во Азерб. отдел. Зак. фил. Ак. наук, 1934. Т. 4. С. 46—59. — *Гроссгейм А.А.* Сем. *Dipsacaceae* Lindl. — Ворсянковые // Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. С. 258—264. — *Меницкий Ю.Л.* Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 11. С. 1513—1521. — *Меницкий Ю.Л.* Конспект видов сем. *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1749—1764. — *Михеев А. Д.* Конспект видов сем. *Rubiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 10. С. 68—74. — *Прилипко Л.И.* Сем. *Dipsacaceae* Lindl. — Ворсянковые // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1961. Т. 8. С. 87—111. — *Черепанов С.К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. 1—30). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Шхиян А.С.* *Dipsacaceae* Lindl. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1952. Т. 8. С. 74—117. (На груз. яз.). — *Шхиян А.С.* Новые данные для познания рода *Scabiosa* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1965. Вып. 24. С. 26—28. — *Шхиян А.С.* Обзор видов рода *Cephalaria* L. (*Dipsacaceae* Lindl.) // Тр. Бот. ин-та АН ГССР. 1969. Сер. «Флора и систематика высших растений». Т. 26. Вып. 2. С. 76—118.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 VI 1992

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9(571.121)

О.В. Ребристая

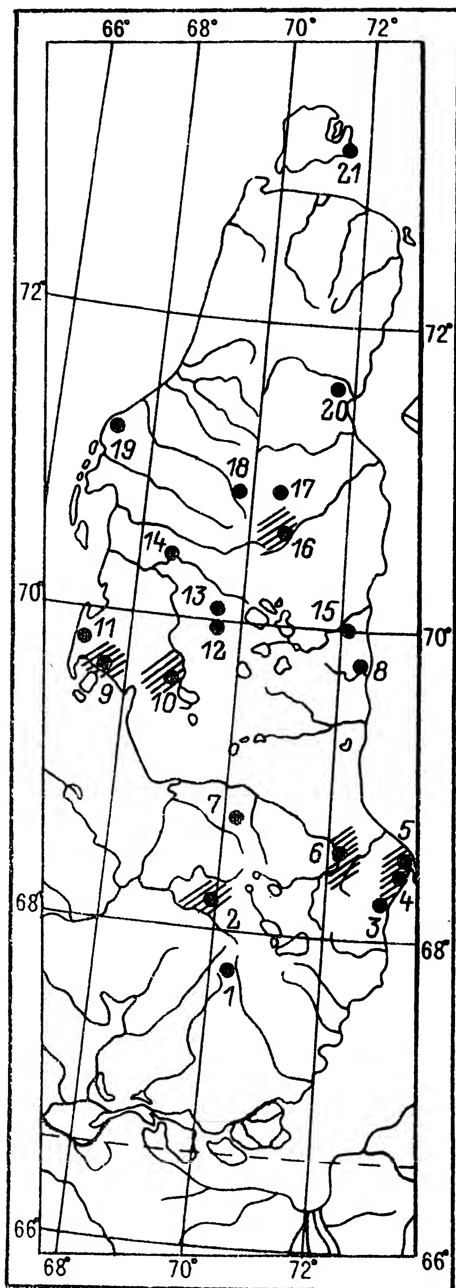
РЕДКИЕ, НУЖДАЮЩИЕСЯ В ОХРАНЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

O.V. REBRISTAYA. RARE SPECIES OF PLANTS FROM THE YAMAL PENINSULA WHICH NEED PROTECTION

Приведен аннотированный список 31 вида растений Ямала, нуждающихся в охране на региональном уровне.

П-ов Ямал расположен на севере Западносибирской низменности между Байдарацкой губой и Обской губой. Он протянулся с юга на север почти на 700 км и целиком находится в тундровой зоне. В силу исторических причин и природных условий флора Ямала отличается от других региональных тундровых флор своей бедностью как на видовом, так и на родовом уровне — всего 358 видов и подвидов, относящихся к 144 родам, 49 семействам. Малое видовое разнообразие резко повышает значение каждого вида в сохранении местного генофонда (Ребристая, Юнак, 1975; Редкие ..., 1980; Редкие ..., 1981). Однако возможности сохранения своих ценотических позиций у многих видов ограничены: они встречаются спорадически, малочисленными популяциями. В результате многолетнего изучения флоры Ямала выявлен 31 такой вид. Оценивая степень редкости, мы различаем виды, редкие на всем Ямале, т.е. встреченные в 1—2 локальных флорах, и виды, редкие в пределах отдельных локальных флор. Последние, как правило, представлены изолированными популяциями на северной или южной границе своего ареала. В других пунктах Ямала они обычны, процветают при более благоприятных условиях. Среди таких видов следует назвать бореальные виды *Equisetum sylvaticum, Carex brunnescens, C. globularis, C. juncella, C. lapponica, Juncus filiformis, Betula tortuosa, Moehringia lateriflora, Rosa acicularis, Vaccinium myrtillus, Trientalis europaea, Menyanthes trifoliata, Galium boreale*, арктические *Stellaria edwardsii, Gastrolychnis affinis, Caltha caespitosa, Ranunculus sulphureus, Potentilla hyparctica, Eritrichium villosum, Taraxacum arcticum*, многие виды рода *Draba*. Эти виды не нуждаются в специальных мерах охраны. Мы не включаем в число редких, нуждающихся в охране и облигатные галофиты, которые достаточно массово встречаются на приморских лайдах — специфическом местообитании, ограниченно представленном в ландшафтах Ямала: *Calamagrostis deschampsioides, Puccinellia phryganodes, Carex glareosa, Carex subspathacea, Stellaria humifusa, Honckenia peploides* subsp. *diffusa, Hippuris tetraphylla.* Из галофитного комплекса действительно редкими следует считать лишь 4 вида — *Carex ursina, Ranunculus spitsbergensis, Rhodiola rosea, Arctanthemum arcticum* subsp. *polare.*

Причины низкой встречаемости отдельных видов неодинаковы: в обычных экотопах редкость видов определяется особенностями распространения и прорастания зачатков, выживаемостью ювенильных растений, т.е. биологией вида; в редких экотопах редкость видов зависит от ландшафтных и в первую очередь абиотических факторов. Часть видов — редкие для Ямала в силу исторических причин: они являются среднеплейстоценовыми и позднеплейстоценовыми реликтами. По шкале МСОП (Комитета по растениям, подвергающимся угрозе уничтожения) эти виды имеют индекс 2 — редкие виды, встречающиеся в небольшом количестве на ограни-



Места находок редких видов на Ямале.

1 — Хадата; *2* — Харангънето; *3* — Еръяха; *4* — Лаптаяха; *5* — Хевесё; *6* — Юрибей; *7* — Хутыяха; *8* — Юрибейтояха; *9* — Хахаяяха; *10* — Салетаяха; *11* — Марресале; *12* — Неромояха; *13* — Нгаранато; *14* — Бованенково; *15* — Мантыто; *16* — Венуйеуо; *17* — Матюйяха; *18* — Тиутей; *19* — Харасавэй; *20* — Тирваяха; *21* — о-в Белый. Штриховкой показаны участки, предлагаемые для охраны.

ченной площади и специализированных местообитаниях, реже индекс 3 — виды, сокращающие численность при сужении ареала.

Далее приводится список видов, редких для Ямала и требующих охраны на региональном уровне (индекс 2). Места находок этих видов приведены на рисунке. Коллекторы указываются в тех случаях, если вид был найден не автором.

Equisetum scirpoides Michx. Хевесё. Пологий склон юго-восточной экспозиции в долину ручья. Ерниково-моховая бугорковая сыроватая тундра, 16 VII 1983. Юрибейтояха. Сырая ивково-ерничковая моховая тундра у подножия холма южной экспозиции, 19 VII 1982.

E. variegatum Schleicht. Лаптаяха. Приобская низина, осоково-моховая сырая тундра, 16 VII 1979.

Poa glauca Vahl. Хутыяха. Сухой осыпающийся склон коренного берега озерной котловины юго-западной экспозиции. Разнотравно-злаковая остепненная группировка. Единично. 25 VII 1977.

Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. subsp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. Юрибей. Крутой коренной берег р. Юрибей юго-западной экспозиции. Разнотравно-злаково-кустарничковая остепненная группировка в верхней части склона. Единично. 12 VIII 1976. В сходных условиях вид был найден на юго-западе Гыданского п-ова [Локальная флора (ЛФ) Чугорьяха, 24 VII 1991, О. Ребристая, О. Хитун].

Carex glacialis Mackenzie. Хадата. Гидролакколит в долине реки. Верхняя часть склона юго-восточной экспозиции, сухой разнотравно-злаковый склон. Довольно обильно. 13 VII 1976.

C. holostoma Drej. Мантыто. Осоковое болото из *Carex concolor* на минеральном субстрате в неглубокой озерной депрессии на правом берегу р. Сёяха. Единично. 7 VIII 1982. Венуйеуо. Осоковое болото из *Carex concolor* на террасе левого берега р. Венуйеуо. Единично. 16 VIII 1982.

C. supina Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. Салетаяха. Краевая часть древней террасы, южный склон песчаного холма. Разнотравно-кустарничково-злаковая остепненная группировка. Единично. 7 VIII 1990.

Luzula rufescens Fisch. Лаптаяха. Разнотравные ивняки на речной террасе р. Лаптаяха. Единично. 26 VII 1979. В сходных условиях вид *L. rufescens* найден в разнотравно-моховых ивняках в долине р. Чугорьяха на юго-западе Гыданского п-ова, 12 VII 1991, и на разнотравном луговом склоне в долине р. Лайяха, 24 VII 1986. *L. rufescens* является редким видом для всей Западносибирской Арктики, его ареал состоит из реликтовых сильно разобщенных малочисленных популяций в пределах древней морской равнины.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. Юрибей. Терраса р. Юрибей. Разнотравно-моховые ивняки. Единично. 8 VIII 1976. Юрибейтояха. Бугорковая разнотравно-кустарничковая лишайниково-моховая тундра в верхней части склона увала. Довольно обильно. 17 VII 1982. Тиутей. Бугорковая разнотравно-дриадово-моховая тундра в верхней части пологого склона в долину ручья. Довольно обильно. 15 VIII 1979.

Всюду, где встречался вид *L. tundricola*, он рос в значительном количестве, популяция была разновозрастная, с хорошей жизненностью. Однако редкой для Ямала является та ландшафтная фация, к которой вид приурочен, — выходы глин и суглинков казанцевской морской равнины. Следует отметить, что для Гыданского п-ова *L. tundricola* не является редким видом и часто доминирует в бугорковых разнотравно-кустарничковых тундрах на суглинках.

Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk. Хадата. Бугор-останец в долине реки. Разнотравно-кустарничковый склон южной экспозиции. Довольно обильно. 13 VII 1976. В сходных условиях вид найден в массе на Гыданском п-ове (ЛФ Нгынянсё, 20 VIII 1987).

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozh. Юрибейтояха. Бугорково-западинная ивково-ерничковая моховая тундра в нижней части склона холма. Единично. 19 VII 1982.

Montia fontana L. Хахаяяха. Шлейф коренного берега к заливу Мутному. На сфагновых кочках. Единично. 12 VIII 1977.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. Мантыто. Песчано-илистая отмель оз. Мантыто. Единично. 3 VIII 1982. Харасавэй. На илистых наносах у берега озерка в долине реки. VIII 1984, В. Творогов.

Ranunculus affinis R. Br. Харангынето. Крутой разнотравно-моховый склон эрозионного цирка. Единично. 15 VII 1973. Еръяха. Крутой разнотравный склон коренного берега реки. 12 VIII 1978. Салетаяха. Крутой разнотравный склон эрозионного оврага. 10 VIII 1990. Представляя редкость для флоры Ямала, *R. affinis* часто и обильно встречается на Гыданском п-ове.

R. spitsbergensis Hadač. О-в Белый. Сырая моховая тундра на приморской низине. 22 VII 1984.

Delphinium middendorffii Trautv. Юрибей. Бугорковая разнотравно-дриадовая тундра на вершине коренного берега реки. 8 VIII 1976. Лаптаяха, Хевесё. Обычно в трещиновато-бугорковой разнотравно-дриадовой тундре на вершине коренного берега Обской губы. Юрибейтояха. Выпуклая привершинная часть склона холма. Трещиновато-бугорковая разнотравно-дриадовая тундра. Единично. 19 VII 1982.

Draba sibirica (Pall.) Thell. Неромояха. Разнотравные ивняки на пологом склоне озерной депрессии. 20 VII 1990. Нгаранато. Разнотравный редкоивняковый склон южной экспозиции в долину ручья. 3 VIII 1991.

Rhodiola quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey. Харангынето. Плоская вершина песчаного увала. Пятнистая разнотравно-кустарничковая лишайниковая тундра. На пятнах голого грунта. Единично. 12 VII 1973. Этот вид проник на Ямал с Полярного Урала, по-видимому, по перигляциальной зоне. Единственное местонахождение в Западносибирской Арктике.

R. rosea L. Марресале. Приморская низина, на песчаном валу. 26 VII 1973.

Potentilla kuznetzowii (Govor.) Juz. Салетаяха. Крутой разнотравный с кустарничками обрывистый склон коренного берега озерной котловины. Единично. 8 VIII 1990. Нгаранато. Крутой разнотравный склон в озерную депрессию. Единично.

12 VIII 1991. Бованенково. Крутой обрывистый берег р. Сеяха. Единично. 6 VIII 1989. Матюйяха. Бугор-останец в долине ручья. Разнотравно-злаковая луговина на глинистом крупноглыбистом склоне. 8 VIII 1983.

Sanguisorba officinalis L. Лаптаяха. Разнотравная речная терраса. Довольно обильно. 20 VII 1979.

Epilobium alpinum L. Харангынето. Нивальная луговина у подножия склона. 16 VII 1973. Еръяха. На моховине вдоль ручейка по дну оврага. 10 VIII 1978. Юрибей. На моховине на дне глубокого оврага. 9 VIII 1976. Хутыяха. На нивальной разнотравно-моховой луговине у подножия склона. 24 VII 1977. Хахаяяха. Разнотравно-моховая луговина по дну лощины. 9 VIII 1977. Всюду отмечен в числе нескольких экземпляров.

Orthilia obtusata (Turzc.) Jurtz. Лаптаяха. Пологий шлейф склона коренного берега Обской губы. Разнотравно-кустарничково-моховая тундра. Единично. 16 VII 1979. Хевесё. Пологий склон в лощину. Разнотравно-ерниковая бугорковая тундра. Довольно обильно. 28 VII 1983. В сходных условиях в значительном обилии вид найден в юго-западной части Гыданского п-ова (ЛФ Чугорьяха).

Harrimanella hypnoides (L.) Cov. Хутыяха. Разнотравно-кустарничковый склон в лощину. Единично. 13 VII 1977. Хевесё. На коротком крутом злаково-кустарничковом склоне к ручью. 23 VII 1983. Хахаяяха. Разнотравно-кустарничковый супесчаный склон берега ручья. 17 VIII 1977. Мантыто. Крутой песчаный разнотравно-грушанковый склон в долину ручья. 28 VII 1982.

Diapensia lapponica L. Хадата. Осоково-кустарничковая пятнисто-бугорковая тундра на вершине водораздела. 16 VII 1976. Харангынето. Пятнистая кустарничковая тундра на вершине холма. 16 VII 1973. Юрибей. Бугорковая разнотравно-дриадовая тундра на вершине водораздела. 9 VIII 1976. Хутыяха. Пятнистая кустарничковая тундра на вершине увала. 15 VII 1977. Хахаяяха. Пятнистая кустарничковая тундра на приморской равнине. 12 VIII 1977. Всюду единично, по нескольку экземпляров.

Primula stricta Hornem. Харангынето. Нивальная луговина у подножия холма. 16 VII 1973. Вайварето. Нивальная луговина в озерной депрессии. VII 1971, Р. Юнак.

Veronica alpina L. Харангынето, 16 VII 1973; Лаптаяха, 26 VII 1979; Хевесё, 28 VII 1983; Юрибей, 8 VIII 1976; Хахаяяха, 11 VIII 1977. На нивальных разнотравно-моховых луговинах у подножия склонов. Очень редко, в небольшом количестве.

Pedicularis compacta Steph. ex Willd. Лаптаяха, Хевесё. Многократно был найден в разнотравных ивняках в вогнутых частях склона коренного берега Обской губы на участке от устья р. Лаптаяха до оз.Юнто.

Aster sibiricus L. Еръяха. На разнотравной речной террасе. Единично. 8 VIII 1978.

Erigeron silenifolius (Turcz.) Botsch. Венуйеуо. Эродированные пески на вершине песчаного холма. 15 VIII 1982. Матюйяха. Полузакрепленные пески в верхней части коренного берега реки. 19 VIII 1983. Тиутей. Крутой разнотравный склон в лощину. 15 VIII 1979. Тирваяха. Крутой разнотравный склон коренного берега реки. 4 VIII 1973. Всюду единично.

Arctanthemum arcticum (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel. Марресале. Приморская низина. Осоковая галофитная группировка. Очень редко. 26 VII 1973. Хахаяяха. Песчаный пляж Байдарацкой губы. Единично. 12 VIII 1977.

Кроме перечисленных выше видов требует специальных мер по охране группа видов со сходной экологией — европейские (амфиатлантические) арктоальпийские виды: *Poa alpina* L., *Juncus trifidus* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Gnaphalium supinum* L., *Hieracium alpinum* L. Они спорадически встречаются в южной части Ямала, нередко совместно, занимая нижние части и подножия песчаных склонов южной экспозиции с довольно мощным снежным укрытием. Как правило, встречаются единично, но изредка образуют значительные скопления.

Мы не включили в число регионально охраняемых видов эндемичный для Западносибирской Арктики вид *Castilleja arctica* Kryl. et Serg. Как показали наши исследования, этот вид широко распространен на Ямале, встречается в значительном обилии и не требует для своего сохранения специальных мер охраны.

Большинство редких видов представляют собой реликты салехардского и казанцевского периодов, сохранившиеся на небольших участках. Они концентрируются на юге и юго-востоке Ямала, тогда как на северо-востоке отмечены позднеплейстоценовые реликты, распространившиеся в период последнего осушения шельфа. Из общего числа редких видов почти треть найдена на коренном берегу Обской губы (Лаптаяха и Хевесё), по 6 видов — в окр. оз. Харангынето, на высоком коренном берегу р. Юрибей и в долине р. Хахаяха. Все эти участки представляют собой возвышенные водоразделы с отметками высот более 60 м над ур. м. Для сохранения редких видов считаю целесообразным выделить эти территории для начала как памятники природы с дальнейшим включением их в состав заповедника.

1. Юго-западный Ямал. Окр. оз. Харангынето. Южные тундры на песчаных субстратах. Интерес представляют *Rhodiola quadrifida* и группа амфиатлантических арктоальпийских видов.

2. Краевая часть материкового склона (в том числе коренной берег Обской губы) полосой до 10 км от р. Лаптаяха на юге до оз. Яунто на севере. Один из наиболее богатых участков южных тундр, где встречаются восточносибирские и некоторые циркумполярные виды, отсутствующие на остальной территории Ямала: *Delphinium middendorffii, Orthilia obtusata, Pedicularis compacta, Luzula rufescens, Equisetum scirpoides, E. variegatum*, а также *Sanguisorba officinalis* и амфиатлантические арктоальпийские виды.

3. Меридиональный отрезок среднего течения р. Юрибей (включая пойму и возвышенное правобережье). Наряду с большим количеством криофитно-степных видов на крутых склонах отмечены *Elymus kronokensis* subsp. *subalpinus*, а по склонам оврагов — самые северные заросли ольховника. Здесь же самое южное местонахождение *Luzula tundricola.*

4. Верховья р. Мордыяха, среднее течение р. Салетаяха, между оз. Седаты-Томбой и вершиной с отметкой 90 м на западе. На этом самом высоком участке между бассейном р. Мордыяха и Байдарацкой губой были найдены виды криофитно-степного комплекса, в том числе *Carex supina, Ranunculus affinis.*

5. Побережье залива Мутного Байдарацкой губы и материковые тундры вдоль р. Хахаяха до выхода на водораздел. Наряду с приморскими облигатными галофитами широко распространены амфиатлантические арктоальпийцы.

6. Левобережье р. Венуйеуо выше впадения р. Матюйяха. Высокий изрезанный коренной берег реки, на южных склонах сохранились самые северные популяции некоторых бореальных видов: *Linnaea borealis, Equisetum pratense, Rubus arcticus.* На песках найден *Erigeron silenifolius*, а на речной террасе — *Carex holostoma.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ребристая О.В., Юнак Р.И. О новых и более редких растениях полуострова Ямал // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 181—184. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР. Л.: Наука, 1981. 264 с.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VI 1992

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582(4/5)

ПРОФЕССОР ГУННАР ЭРДТМАН[1] (18 XI 1897—18 II 1973)

S.NILSSON. PROFESSOR GUNNAR ERDTMAN (18 XI 1897—18 II 1973)

Гуннар Эрдтман родился 18 ноября 1897 г. в поселке Бьюрвик района Юртед в юго-восточной части Швеции — Småland. Он был старшим сыном известного художника-пейзажиста Элиаса Эрдтмана и его жены Оттилии Эрдтман. В семье с обеих сторон было несколько поколений с хорошими художественными задатками.

В Стокгольм Гуннар Эрдтман приехал 16-летним юношей. Здесь в 1915 г. он закончил гимназию. После 5-летнего университетского курса Гуннар получает в 1920 г. звание доктора. Его первыми учителями в области ботаники были высокочтимые Густав Лягерхейм и Отто Розенберг.

Гуннар Эрдтман принимал участие в различных проектах Леннарта фон Поста при шведских геологических исследованиях. В течение 1923—1930 гг. он вел палинологические аналитические исследования в различных европейских странах. В 1930—1931 гг. он стал стипендиатом Фонда Рокфеллера. В это же время Гуннар посетил западную Канаду и США. По возвращении из Америки он встретил свою будущую жену Гунни Эрдтман. Они поженились в декабре 1931 г. В течение нескольких лет Эрдтман преподавал в гимназиях городов Висбю, Вестероз, Бромма.

В 1933 г. Эрдтман и его брат Хольгер описали ацетолизный метод обработки пыльцы, который стал стандартным методом во всем мире.

Палинологическая лаборатория была основана им в 1948 г. при поддержке Естественно-научного совета Шведской академии, членом которого Эрдтман был до 1973 г. Вполне естественно, что он и возглавил эту лабораторию.

Первая палинологическая конференция была организована Гуннаром Эрдтманом в 1950 г. в рамках международного ботанического конгресса, проходившего в тот год в Стокгольме. В 1954 г. Эрдтману было предложено стать председателем Палинологической секции, которая была организована на 8-й Международной ботанической конференции в Париже. Двумя годами раньше был издан его монументальный труд «Pollen morphology and Plant Taxonomy. I.Angiosperms». За этой книгой последовали другие книги той же серии.

Журнал «Grana Palynologica» был основан Г.Эрдтманом уже в 1954 г. и явился первым в мире специальным палинологическим изданием. Для того чтобы в северных странах стимулировать интерес к палинологическим исследованиям и чтобы продолжать издание этого журнала, Г.Эрдтман организовал в 1970 г. коллегию «Palynologicum Scandinavicum». В то же время изменилось название журнала. Он стал называться «Grana». «Grana Palynologica» — «Grana» — это детище Г. Эрдтмана, которому он отдал много сил, внимания и времени. Те профиль и направление, которые он создал, «Grana» имеет до сегодняшнего дня.

Кроме таких широко известных его книг, как «Pollen morphology and Plant Taxonomy. I.Angiosperms» (1952), «An introduction to pollen analysis» (1954), «Pollen

[1] Перевод со шведского Галины Сандстрём (Палинологическая лаборатория, Стокгольм).



and Spore Morphology /Plant Taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (Illustrations)» (1957), «Introduction till Palynologin» (1963), терминологических словарей и пыльцевых «флор», профессор Г. Эрдтман опубликовал еще не менее 200 работ. Именно ему принадлежала инициатива создания и издания серии «World Pollen Flora (WPF)», которая позже стала называться «World Pollen and Spores Flora (WPSF)».

Г. Эрдтман был многосторонней личностью. Тонкий научный работник, обладающий обостренной интуицией и точностью, и в то же время художник с большой фантазией и талантливый музыкант, часто игравший на флейте для друзей и знакомых, он был пунктуальным и серьезным исследователем, который иногда «совершал» неожиданные «полеты» в мир фантазии, чем шокировал своих коллег и ближайших сотрудников. Он был хорошим оратором с богатым запасом слов, что украшало общение с ним. Его интерес к иностранным языкам, включая классические, был очень велик. Он отдавал много времени и сил для того, чтобы создать палинологическую терминологию, которая была основана на классических языках.

Вместе с женой Г. Эрдтман объездил почти весь Земной шар, включая Индию, страны Южной Америки, США, Австралию, Маврикий, СССР и т.д. Многие исследователи приезжали в Лабораторию Г. Эрдтмана на более или менее продолжительное время. Они привозили с собой материал, который включался в коллекцию препаратов пыльцы и спор Лаборатории Г. Эрдтмана, за счет этого она довольно быстро обогащалась. Коллекция эта имеет международное значение. Результаты своих научных исследований эти ученые публиковали в журнале «Grana».

Профессор Г.Эрдтман неоспоримо является пионером и отцом современной палинологии. Он был проницательным наблюдателем, с большой точностью описывал структуры пыльцы и спор иногда на пределе микроскопического разрешения. Его рассуждения, предположения и гипотезы сегодня часто подтверждаются с помощью электронных микроскопов. Он был энтузиастом и неутомимым исследователем, жившим для палинологии, любившим палинологию и предвидевшим широкие возможности ее развития. Во время своих путешествий профессор Г.Эрдтман и его супруга иногда предпочитали поселяться в гостиницах инкогнито. Но порой на салфетках, которые оставались в их номерах, или на столиках посещаемых ими кафе можно было с удивлением прочитать: «I.M. Pollen» (I am Pollen) или «Y.R. Pollina» (You are Pollina). Для человека непосвященного, а для посвященного тем более, эта подпись является доказательством постоянной преданности Гуннара Эрдтмана той науке, которая всегда ассоциируется с его именем.

Ученики и последователи профессора Г.Эрдтмана есть практически во всех странах Земного шара.

В 1968 г. Палинологическое общество Индии учредило международную золотую медаль имени профессора Гуннара Эрдтмана за выдающиеся достижения и активную деятельность в области палинологии. Этой высокой награды были удостоены: Professor L.A.Kuprianova, USSR (1968), Professor G.O.W. Kremp, USA (1969), Professor K.Faegri, Norway (1970), Professor M.I. Neustadt, USSR (1971), Professor J.Heslop-Harrison, UK (1972), Professor L.R. Wilson, USA (1973), Professor F.P.Jonker, The Netherlands (1974), Professor P.N.Mehra, India (1976), Professor H. Godwin, UK (1980), Professor C.G.Ramanujam, India (1981), Professor S.Chanda, India (1983), Professor J.R.Rawley, Sweden (1988), Professor S.Nilsson, Sweden (1991).

Сиверт Нильссон[2]

Шведский музей естественной истории
Стокгольм

Получено 22 VI 1992

[2]Naturhistoriska Riksmuseet Palynologiska laboratoriet Roslagsvägen 101, hus 8 S-104 05 Stockholm.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31:061.3:581.5(98)

ВТОРОЕ РОССИЙСКО-АМЕРИКАНСКОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОЕКТУ «ПАНАРКТИЧЕСКАЯ БИОТА» (Санкт-Петербург, 3—8 II 1992)

B.A.YURTSEV. THE SECOND RUSSIAN-AMERICAN PANARCTIC BIOTA PROJECT WORKSHOP (ST.-PETERSBURG, FEBRUARY 3—8, 1992)

Ранее (Yurtsev, 1990; Murray, 1990; Юрцев, 1991, 1992) была освещена история учреждения российско-американского (в перспективе — международного) исследовательского проекта «Панарктическая биота», основная цель которого — выпуск циркумполярных «флор» и «фаун» по всем основным группам организмов на основе международного сотрудничества флористов и систематиков приарктических стран. При этом осуществление этой задачи предполагается с помощью и на основе компьютерных баз данных.

1-е рабочее совещание по этому проекту было проведено в начале 1991 г. (Юрцев, 1992); на нем были приняты принципиальные решения по вопросам создания баз данных и соответствующих сводок (с акцентом на методические подходы); была утверждена организационная структура проекта.

2-е рабочее совещание для разработки конкретных планов на ближайшие 3—4 года состоялось по предложению американской стороны в Санкт-Петербурге в феврале 1992 г. 9 американских участников проекта получили от Национального фонда науки (НФН) США специальный грант на поездку в Россию.

Основными организаторами встречи на этот раз явились Ботанический и Зоологический институты РАН (БИН, ЗИН) — головные институты страны в области ботаники и зоологии, крупнейшие международные центры по изучению биологического разнообразия.

За год, истекший со времени 1-го рабочего совещания, экономическое положение нашей страны резко ухудшилось, поэтому подготовка и проведение совещания потребовали от организаторов немало дополнительных усилий, а порой и изобретательности. Хочется отметить большие заслуги в подготовке совещания секретарей Оргкомитета О.В. Хитун (БИН) и В.Н. Галкиной (ЗИН), а также оперативную поддержку директора БИН Л.Ю. Буданцева, директора ИЭМЭЖ РАН академика-секретаря Отделения общей биологии В.Е. Соколова, и особенно директора ЗИН члена-корреспондента РАН О.А. Скарлато. Американские участники были размещены в семьях сотрудников БИН и ЗИН и приняты с традиционным русским гостеприимством. С момента встречи гостей в аэропорту Пулково (2 февраля 1992) между участниками установился дружественный контакт, немало способствовавший успешной конструктивной работе.

Далее публикуются принятые участниками совещания «Итоговый документ» и «Совместный отчет ботанических групп», в которых в протокольно сжатой форме отражены содержание дискуссий и основные результаты совещания.

Итоговый документ
2-го рабочего совещания по проекту «Панарктическая биота»

3—8 февраля 1992 г. в Санкт-Петербурге состоялось 2-е рабочее совещание по проекту «Панарктическая биота» (в рамках программы «Биологическое разнообразие» Российской академии наук и Национальной академии США). Совещание было организовано Зоологическим институтом РАН (ЗИН) и Ботаническим институтом РАН (БИН) при участии Института эволюционной морфологии и экологии животных РАН (ИЭМЭЖ). С американской стороны в нем приняли участие 9 человек: R. Hoffmann (Вашингтон, глава делегации), D.F. Murray (Фэрбэнкс), B. Murray (Фэрбэнкс), D. Siegel-Causey (Канзас), A. Batten (Фэрбэнкс), J. Cook (Фэрбэнкс), S. Poss (Ocean Springs), E. Hoberg (Вашингтон),

R. Nelson (Colby College); с российской стороны — свыше 70 человек из Санкт-Петербурга, Москвы, Магадана, в том числе свыше 40 участников проекта. Состоялось 3 пленарных заседания (3 и 7 февраля). Основная работа пришлась на встречи рабочих групп, проходившие 4—6 февраля в лабораториях ЗИН и БИН. Пленарные заседания и встречи рабочих групп, а также 2 встречи Исполнительного комитета в расширенном составе характеризовались высоким уровнем взаимопонимания и носили конструктивный характер. В результате достигнут значительный прогресс в развитии проекта.

Основные результаты сводятся к следующему.

1. На встречах рабочих групп «Панарктических флор» сосудистых растений, мхов, лишайников, «Панарктических фаун» млекопитающих, птиц, рыб, наземных беспозвоночных были разработаны конкретные планы работы на ближайшие 3—4 года, определены приоритеты, выяснены основные участники из России и США и намечены действия по вовлечению в проект участников из Канады и скандинавских стран. При всей разнице подходов к определению ближайших задач проекта в разных рабочих группах, отражающих специфику объекта и разную степень изученности, общим для всех групп было первостепенное внимание к вопросам создания базы данных, стандартизации данных, проблемам инвентаризации таксономического разнообразия биоты (создание критических списков — «чек-листов»), вопросам ареалографии, созданию «Красной книги Арктики».

2. Было признано целесообразным создать в ближайшие 1—2 года новые рабочие группы по грибам, по морским беспозвоночным. Российские специалисты предпримут шаги к установлению контакта с американскими партнерами; высказано предложение провести в конце 1992 г. специальное совещание (в США или Канаде) для выработки рабочего плана группы по морским водорослям.

3. Внесены изменения в структуру проекта: расширен состав Исполнительного комитета, теперь в него входят руководители проекта R. Hoffmann и В.Е. Соколов, а также координаторы по ботанике и зоологии с российской и американской сторон: D. Murray, Б.А. Юрцев, D. Siegel-Causey, О.А. Скарлато (последний, по предложению Ю.И. Чернова, заменил его как координатора по зоологии). В состав кураторов зоологических рабочих групп с российской стороны, по предложению О.А. Скарлато, введены от ЗИН: по млекопитающим — И.М. Фокин, по птицам — В.М. Лоскотт, по рыбам — А.В. Неелов, по наземным беспозвоночным — К.Б. Городков.

4. В вопросах об ограничении области Панарктической биоты рабочие группы по названным организмам высказались за более узкое понимание Арктики: южная граница в континентальных секторах проводится по северной границе южной лесотундры. Ботанические группы и группа наземных беспозвоночных высказались за узкое понимание Арктики и в океанических секторах: исключая Алеутские и Командорские о-ва, Исландию, Фарерские о-ва, север Скандинавии и крайний юг Гренландии. Это не препятствует включению в создаваемые базы данных сведений о распространении видов организмов в лесотундре и на субарктических высокогорьях.

5. Были высказаны конструктивные предложения по мерам обеспечения охраны прав собственности на информацию, вводимую в базы данных.

6. Обсуждались возможные источники финансирования проекта с американской и российской сторон. Американская сторона, помимо основного запроса на гранты НФН по ботаническим и зоологическим разделам проекта, предпринимает шаги к получению дополнительных ассигнований от ряда федеральных агентств (National Park Service и др.), неправительственных организаций и фондов, часть из которых могла бы быть использована для обучения российских молодых участников проекта новым методикам, приобретения компьютеров, установления электронной связи, организации поездок российских специалистов в США для обработки американских арктических коллекций, для совместных полевых работ в Арктике и др.

Российская сторона рассчитывает получить (частично) ассигнования на изучение биологического разнообразия (БР) Арктики по проекту 09.11 «Арктические экосистемы» подпрограммы «Арктика» программы Министерства науки, высшей школы и технической политики РФ «Мировой океан», а также, возможно, по разделу БР новой программы Министерства экологии, природных ресурсов и природопользования РФ «Экология России». В Президиум РАН представлены запрос-предложения на финансирование проекта «Панарктическая биота», одобренные в декабре 1991 г. Бюро Отделения общей биологии. Эти предложения со сметой расходов (по результатам данного рабочего совещания) будут направлены Министерству экологии, природных ресурсов и природопользования РФ.

В настоящее время, однако, уровень финансирования российской стороны от РАН очень низок. Стороны согласились, что их вклад в реализацию проекта должен быть приблизительно равным по значимости и ответственности, но он не может быть сим-

метричным. Российская сторона предоставит для работ по проекту большее число участников (включая специалистов высочайшего класса) и доступ к крупнейшим коллекциям из самого обширного сектора Арктики.

7. Следующее рабочее совещание на уровне кураторов рабочих групп предполагается провести в 1993 г. в США или в одной из скандинавских стран.

Совместный отчет ботанических групп по наземным растениям (сосудистым, мохообразным, лишайникам) о результатах встреч 4—6 февраля 1992 г.

В развитие решений, принятых на 1-м рабочем совещании (Москва—Ленинград, 25 II—06 III 1991), ботанические рабочие группы обсудили 4—6 февраля 1992 г. в Санкт-Петербурге широкий круг вопросов по реализации проекта «Панарктическая биота» (раздел «Панарктическая флора») в отношении наземных растений (сосудистых, мохообразных и лишайников) и наметили конкретные планы совместных действий на ближайшие 3—4 года. За время, истекшее с совещания 1991 г., американской стороной подан запрос на грант в Национальный фонд науки США (НФН), российской — в Президиум Российской академии наук (РАН); продолжалась разработка программного обеспечения базы данных (БД); уточнялись планы работ и ее участники. Работы над «Панарктической флорой» включены в планы Лаборатории растительности Крайнего Севера, Лаборатории лихенологии и бриологии, Лаборатории альгологии БИН.

В результате обсуждения стороны признали следующие приоритетные задачи на 3-летний период, обеспечиваемый грантом НФН: 1) завершение разработки программного обеспечения БД, написание руководства для пользователей; группа российских участников в течение 1992 г. разработает и представит на обсуждение проект классификации экотопов и растительности для единообразного введения в БД экологической информации этикеток; 2) по получении гранта от НФН представление американской стороной российским участникам компьютеров «Mac Classic», проведение стажировки 3 российских участников в Фэрбэнксе; 3) создание «Gazetteer», т.е. перечня пунктов сбора растений с географическими координатами в отношении сборов с российской территории, а также получение сопряженной информации по коллекторам и датам сборов в каждом пункте, прочей информации о местах сборов; 4) создание первой версии критических списков (чек-листов) по сосудистым, мохообразным и лишайникам циркумполярной Арктики.

Кроме того, на 3-летие планируются следующие работы: 5) подготовка (обеими сторонами) и компьютерное издание (Фэрбэнкс) библиографического ежегодника — обзора таксономической, флористической и фитогеографической литературы по Арктике, начиная с 1992 г.; 6) подготовка (обеими сторонами) и издание аннотированного «Атласа ареалов берингийских растений»; данные по соответствующим видам будут вводиться в БД в приоритетном порядке; 7) параллельно с п. 3 и 6 будет собираться и вводиться в БД материал для «Красной книги растений Арктики»; ближайшей задачей является выработка критериев включения видов в «Красную книгу», не противоречащих международным стандартам; 8) написание в 1992 г. (Юрцев) обзорной статьи по флористическому ограничению и разделению Арктики и ее фитогеографической зональности; после обсуждения рабочими группами схема будет использована для описания распространения таксонов в циркумполярной Арктике; 9) составление в конце 3-летнего срока «Руководства для участников подготовки (авторов) Панарктических флор» (D. Murray, Б.А. Юрцев, B. Murray и др.).

Российские участники проекта будут сотрудничать с Гербарием БИН РАН в каталогизации типовых образцов арктических видов, хранящихся в этом гербарии (LE), и введении их в компьютерную базу данных.

Сознавая значимость для данного проекта совместных полевых работ в Арктике, а также значение обмена поездками специалистов для изучения наиболее важных международных коллекций из Арктики, стороны предпримут усилия для изыскания средств для таких работ.

К сказанному следует добавить, что из-за неприбытия на совещание куратора секции морских водорослей с американской стороны Kenneth Dunton (Институт морских исследований университета в Техасе) задачи разработки конкретных планов секции и формирование соответствующей рабочей группы отложены до специальной встречи, которую предполагается провести осенью 1992 г. в США или Канаде. К общему отчету 2-го

рабочего совещания приложены предложения по этим вопросам, разработанные российским куратором секции К.Л. Виноградовой.

На первом и заключительном пленарных заседаниях среди прочих вопросов обсуждались основы партнерства обеих стран в новых условиях. Докладчиком (Б.А. Юрцевым) было подчеркнуто, что прежний принцип партнерства — равенство финансовых затрат (симметрия вкладов) — в условиях, когда одна из сторон (РФ) переживает экономический кризис, не способен обеспечить успешное осуществление проекта. Паритет в этих условиях предполагает больший вклад каждой стороны в том, в чем она сильнее, а именно российская сторона в проекте «Панарктическая флора» способна и согласна предоставить значительно большее число участников, включая признанных знатоков трудных систематических групп. Кроме того, к услугам зарубежных участников проекта, прибывающих в БИН, один из трех крупнейших в мире гербариев с уникальным коллективом систематиков и огромными арктическими коллекциями, а также одна из крупнейших специальных ботанических библиотек. Американские участники выразили готовность обеспечить российских партнеров современными научными техникой и технологией для работы по общему проекту (включая оборудование для электронной связи), а также взять на себя некоторые общие статьи расходов (например, по оплате авиабилетов между США и РФ и др.). Большое значение придается также обеспечению достаточно продолжительных поездок российских ученых — специалистов по отдельным критическим группам растений — для работы с основными зарубежными арктическими коллекциями (в Оттаве, Копенгагене, Стокгольме, Вашингтоне, Фэрбэнксе).

Состоялся первый обмен мнениями по правовым вопросам пользования создаваемыми международными базами данных; соответствующие предложения составили одно из приложений к Итоговому документу. Общее мнение: базы данных создаются для пользования рабочими группами в рамках проекта; для использования введенной информации вне рамок проекта необходимо разрешение кураторов этих групп, что будет предусмотрено в структуре самой базы данных; предполагается также обязательно давать ссылку на источник информации.

Срок принятия решения НФН США по грантам на панарктические флоры и фауны перенесен на начало 1993 г. Службой национальных парков США получен грант для 2-месячной поездки 4 сотрудников БИН на Аляску: программа включает в себя месяц полевых работ в заповеднике «Берингийский мост суши» на п-ове Сьюард (американская часть международного парка «Берингия») и месяц работы с арктическими коллекциями Музея Университета Аляски, включая тренинг в пользовании компьютерной базой данных «Панарктическая флора».

Российская сторона в соответствии с решением 2-го рабочего совещания «Панарктическая биота» представила в министерство экологии, природных ресурсов и природопользования РФ мотивированную заявку на включение данного проекта с 1993 г. в комплексную программу «Экология России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Юрцев Б.А. Завершение издания «Арктической флоры СССР» как ключевая веха на подступах к «Панарктической флоре» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 489—498. — *Юрцев Б.А.* Рабочее совещание «Панарктические флоры и фауны» (Москва, 25 II — 1 III Ленинград, 4—6 III 1991 г.) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 142—146. — *Murray D.F.* Flora and vegetation of the Arctic: international cooperation // Arctic research. Advances and prospects. Moscow: Nauka, 1990. Pt 2. P. 261—262. — *Yurtsev B.A.* On some international biological research projects // Arctic research. Advances and prospects. Moscow: Nauka, 1990. Pt 2. P. 257—260.

Б.А. Юрцев

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1992

CONTENTS

* The palynological articles of this issue marked by asterisk are devoted to the memory of Professor G.Erdtman. They have been prepared and written at the a initiative of V.V.Ukraintseva and V.I.Khomutova (Palynological Section of the Russian botanical society).

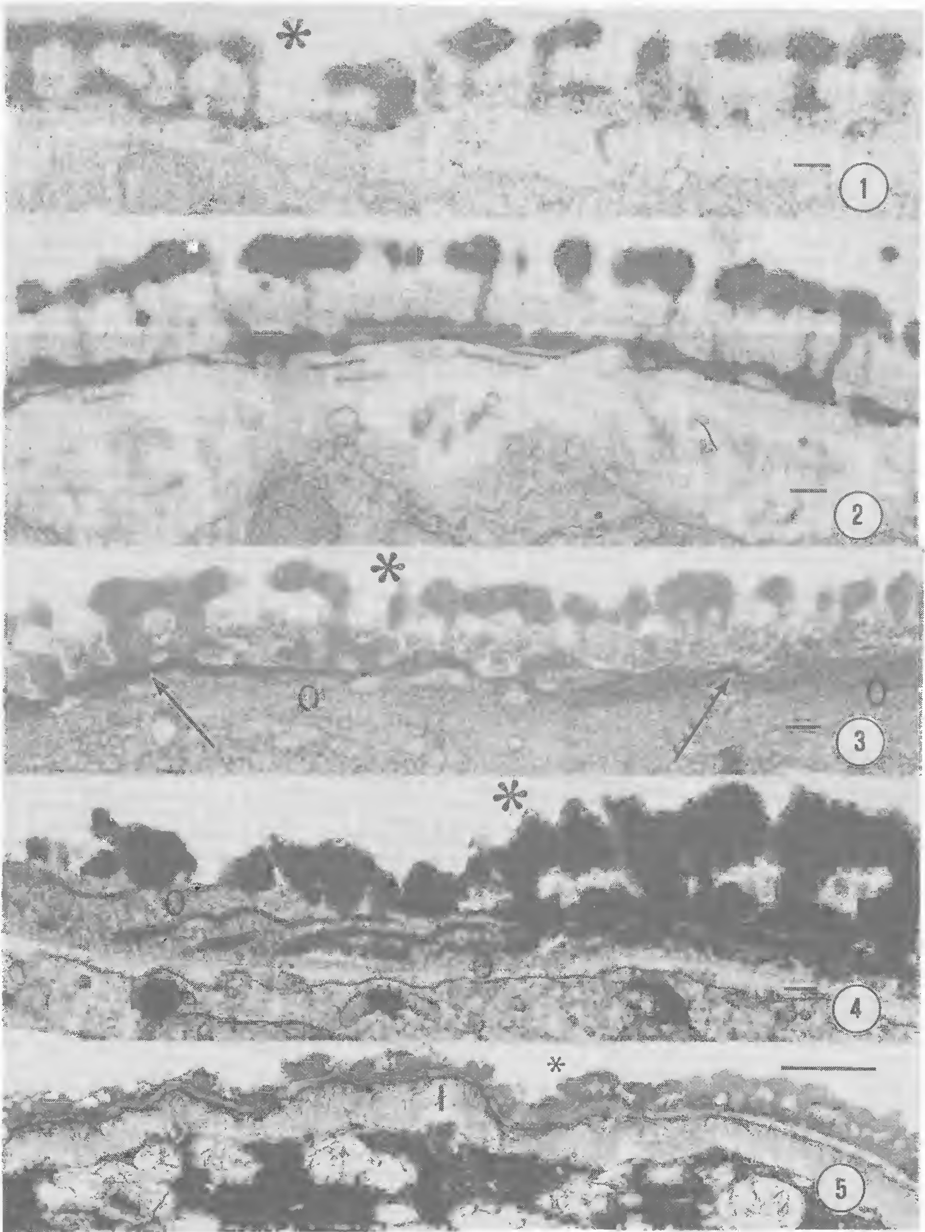
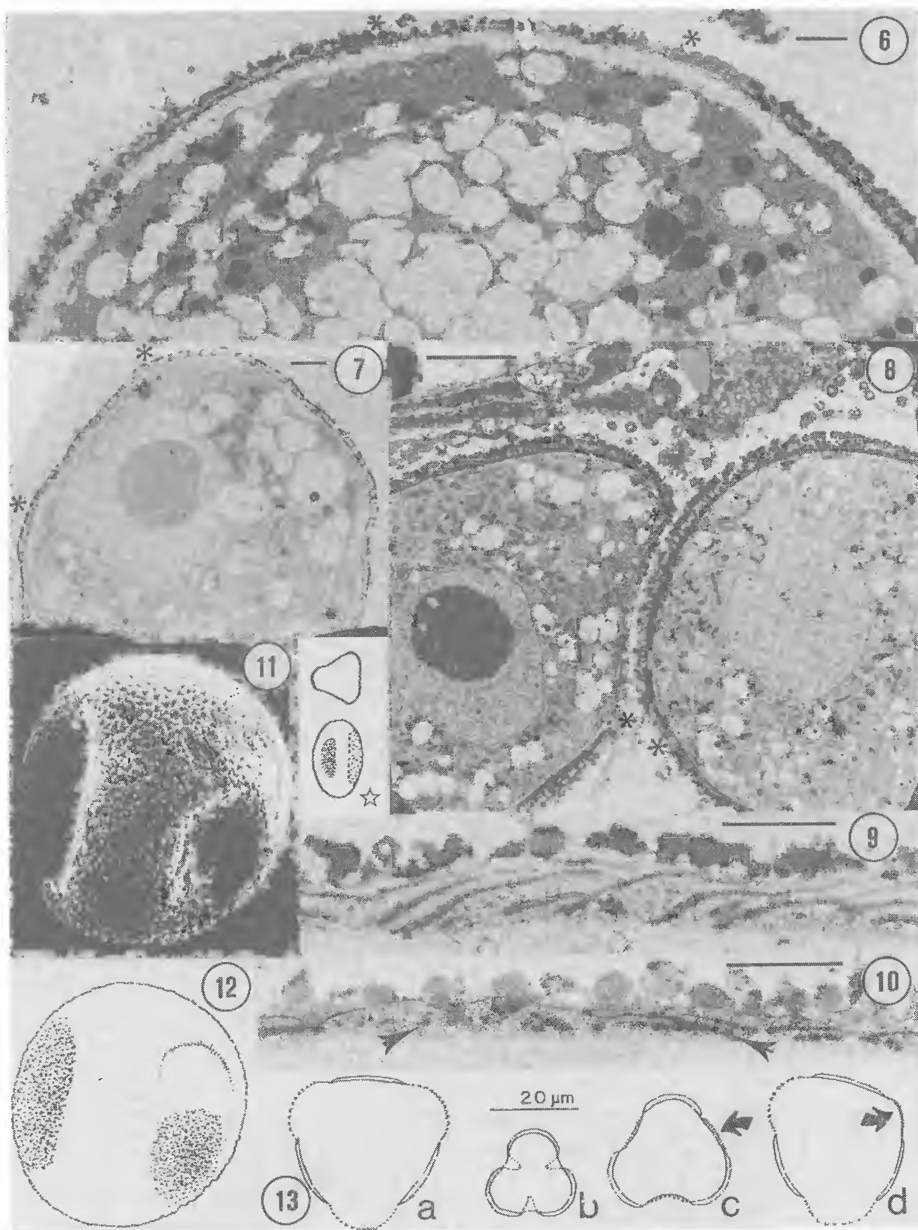


Illustration Descriptions, Plate.

1 — very early tree microspore period (see *7*). Asterisk marks aperture margin with aperture to the right. *2* — exine of interaperture sector during early part of vacuolate period. Footlayer is thicker than in *1*. Endexine «lamellations» are evident under footlayer. *3* — by the end of the vacuolate microspore period there is an endexine zone (arrows) and there is an onciform zone (O). The asterisk shows the aperture margin with the aperture to the right. *4* — by the time of microspore mitosis the exine is greatly thickened. The asterisk marks the aperture margin with the aperture to the left. There is an onciform zone (O) interbedded with the endexine but there is as yet no intine. *5* — mature pollen grain. Aperture margin is marked by an asterisk, with the aperture to the left. The onciform zone is greatly compressed, appearing as a dark line. The intine (I) is similar in thickness in both aperture and interaperture regions.



Continuation of Plate.

6—8 — these figures show extensive portions of microspores at three stages: *7* — is the youngest (see *1*); the aperture lies between asterisks; *6* — is from the middle part of the vacuolate period in *C. magnificum* (a portion of this micrograph was published by Praglowski, 1975); an aperture lies between asterisks; *8* — is just prior to microspore mitosis (similar in stage to *4*); aperture margins are marked by asterisks. *9, 10* — show sections of apertures: *9* — was cut along an equatorial plane and shows tubules of the endexine runing across the apertures; *10* — was cut on a polar meridian, many tubules are seen on end. *11* — is a copy of Fig. 38 from Walker, 1974. The starred sketches to the right of *11* are redrawn from Erdtman (1952:54). Both figures show one aperture that appears to be shorter than the other one. *12* — is an interpretation of the SEM in *11*. The indented portion of the aperture at the right in *11* is only the lower portion of that aperture. The structural modification of the aperture margin is apparent considerably above the indentation in the aperture at the right side in *11*. *13a—13d* — drawings from polar views of fresh pollen: *13a* — is a hydrated pollen grain from an anther which is mature but not yet dehisced; pollen from dehiscing anthers are somewhat dehydrated (like *13c*) but can be rehydrated and will then look like *13a*; *13b* — is a dehisced pollen grain after air drying; *13c* — is a partially rehydrated grain; the aperture marked by a bent arrow is not expanded equally; usually one end fails to expand (or, on subsequent dehydration, contract, as in *11*); *13d* — is an extensively hydrated grain with one aperture (bent arrow) incompletely expanded. When such grains are dehydrated it is common for portions of some apertures (as in *11*) to fold in less than the rest of the aperture. Magnification bars: *1, 2* — 0.5; *3, 4* — 0.1; *5—10* — 1; *13* — 20 μm.

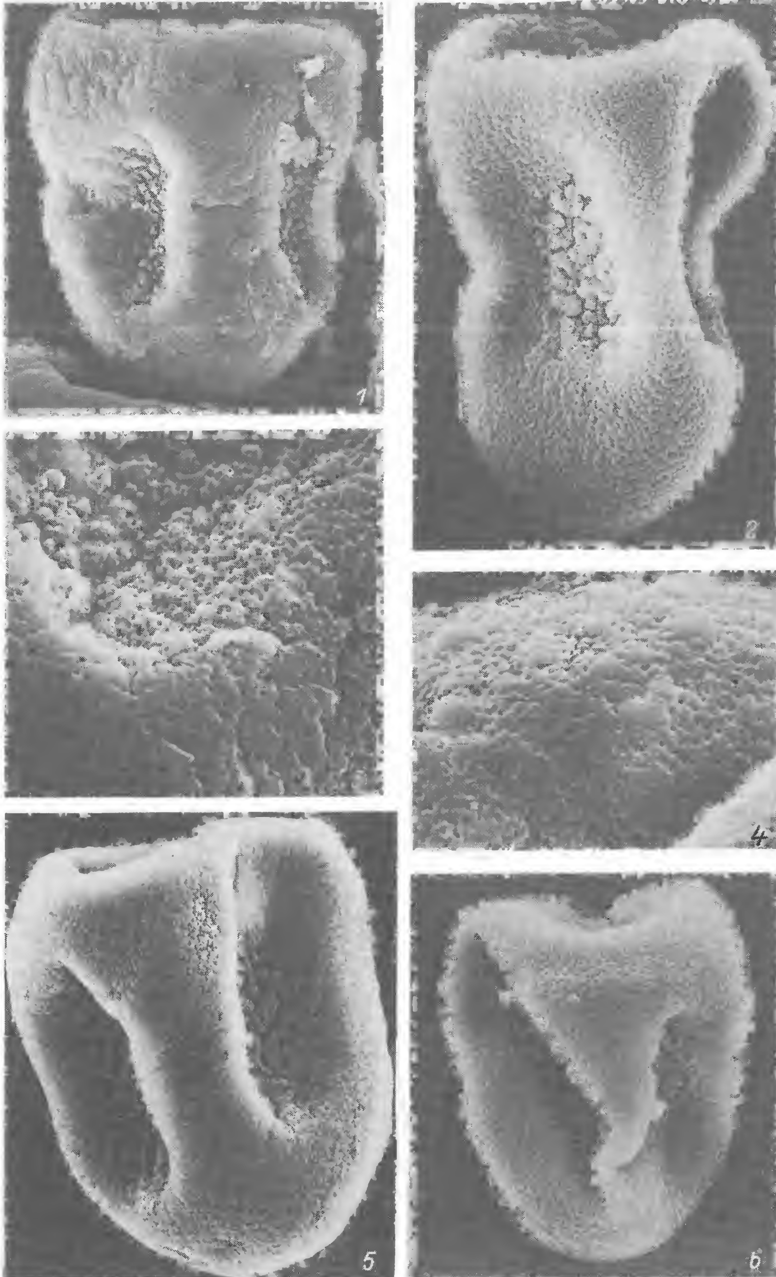


Таблица I. Ультраструктура пыльцевых зерен *Fimbristylis*, *Carex* и *Uncinia*.

1, 2 — *Fimbristylis dichotoma*: *1* — общий вид; × 2500; *2* — деталь скульптуры, × 6250 (СЭМ). *3, 4, 6* — *Carex aquatilis*: *3* — общий вид, × 1250 (СЭМ); *4, 6* — строение экзины ацетолизированного зерна: *4* — × 24 000, *6* — × 13 200 (ТЭМ), видны мощный перфорированный покров (*пк*), коллумеллы (*к*), эндэкзина (*эн*) в виде пунктирной линии, перфорации (*п*); *5* — *Uncinia tenuis*, видна бугорчатая скульптура, подобная той, которая наблюдается у *Carex pendula* (табл. III, *4*), × 1000 (СМ).

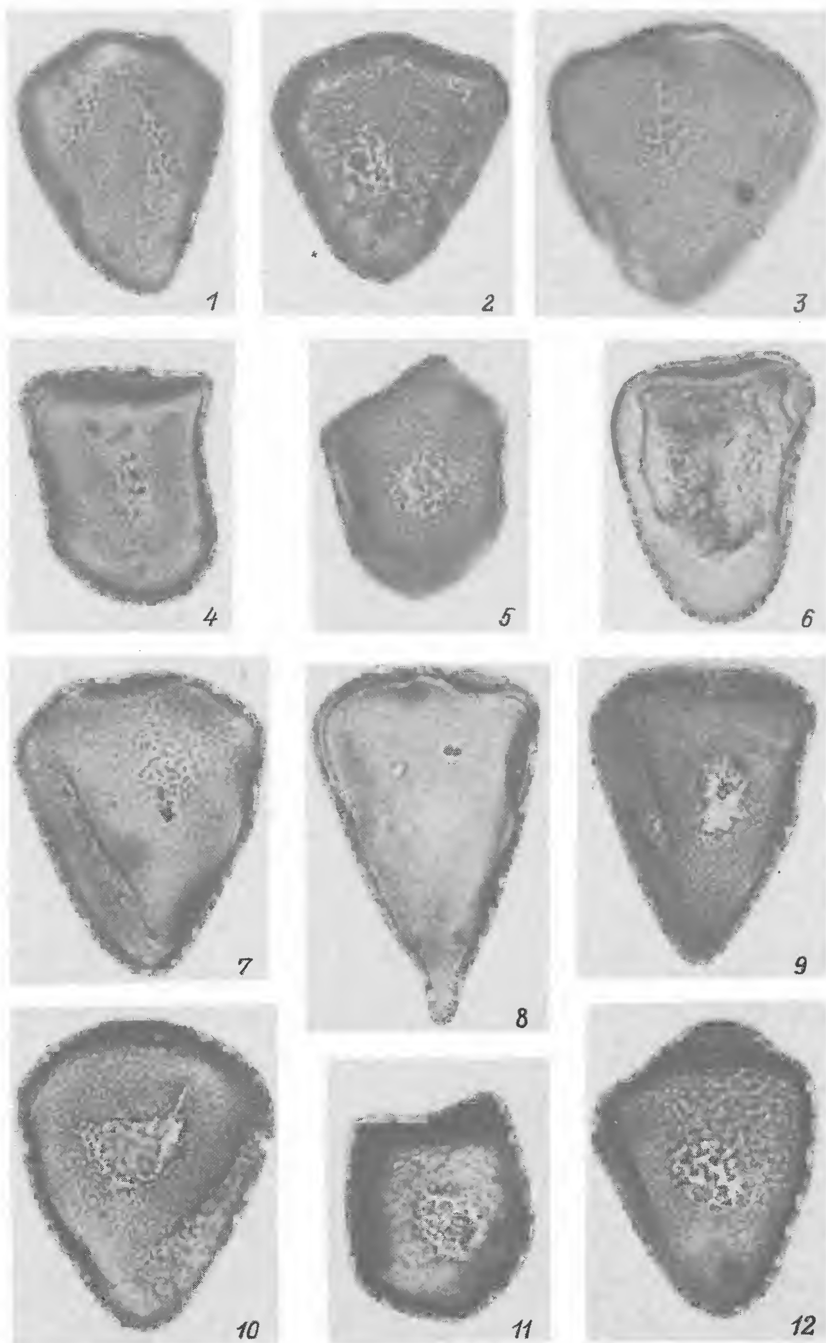


Таблица II. Пыльцевые зерна представителей рода *Carex* (СМ).

1 — Carex tomentosa; 2 — C.phyllostachys; 3 — C.tuminensis; 4 — C.digitata; 5 — C.aquatilis; 6 — C.ledebouriana; 7 — C.plantaginea; 8, 9 — C.obtusata; 10 — C.siderosticta; 11, 12 — C.vaginata (*11* — вид со стороны полярной поры); × 1000.

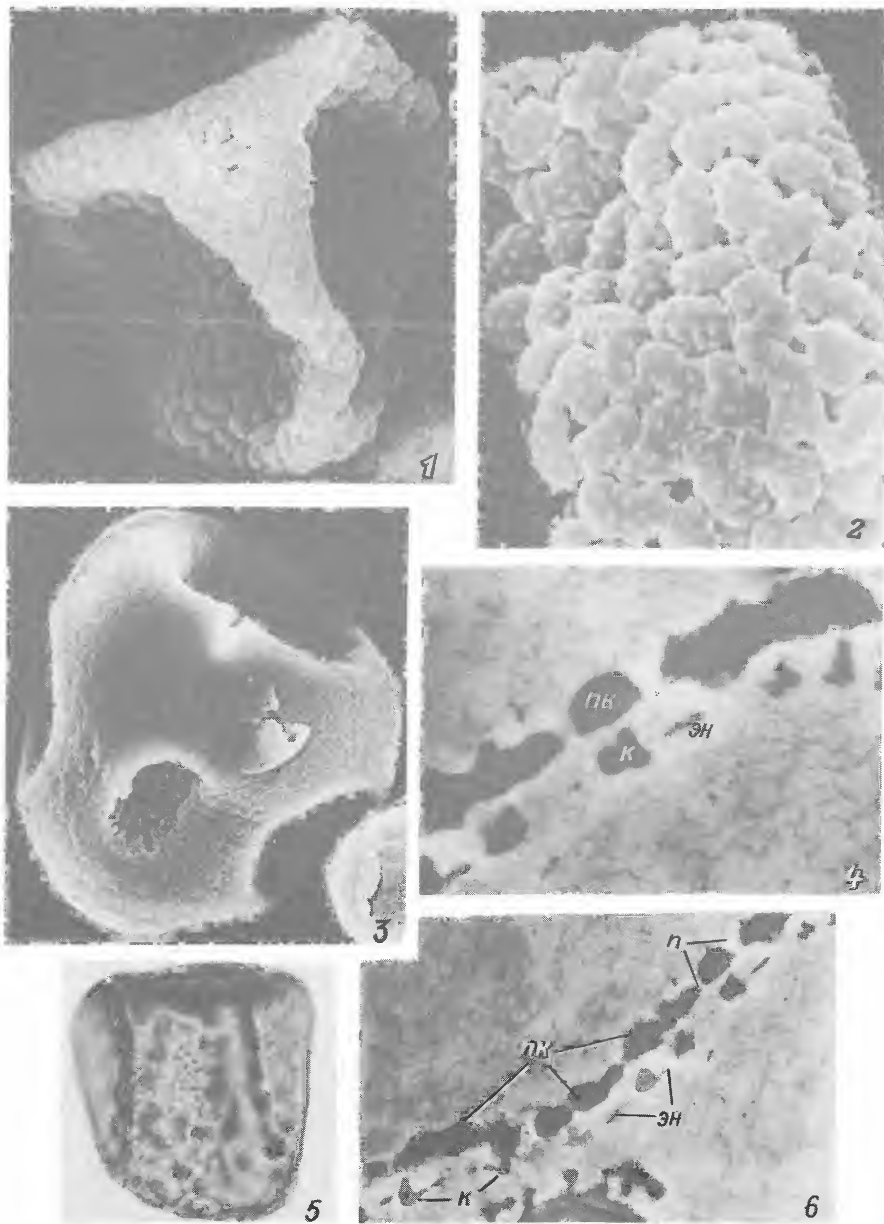


Таблица III. Ультраструктура пыльцевых зерен *Carex* (СЭМ).

1, 3, 4 — *Carex pendula*: *1* — общий вид, × 1500; *3* — апертура, × 2200; *4* — бугорчатая скульптура, × 4500. *2, 6* — *C. vaginata* (общий вид): *2* — × 2200, *6* — × 1800. *5* — *C.aquatilis*, общий вид, × 2000.

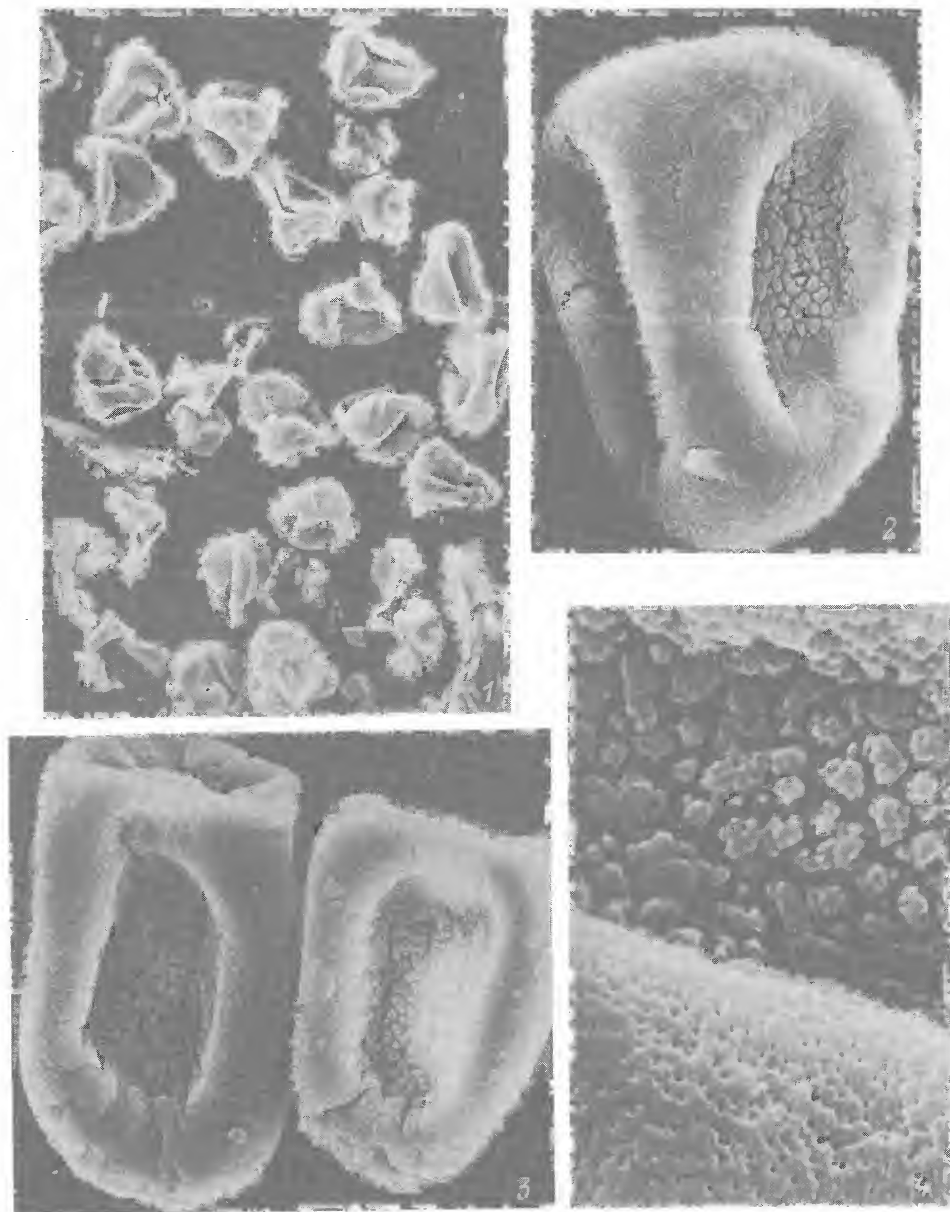


Таблица IV. Пыльцевые зерна *Carex* (СЭМ).

1, 2, 4 — ***C.digitata***: *1* — пыльцевые зерна в СЭМ, × 300; *2* — общий вид, × 1500; *4* — район апертуры, × 4500. *3* — ***C.aquatilis***, × 1500.

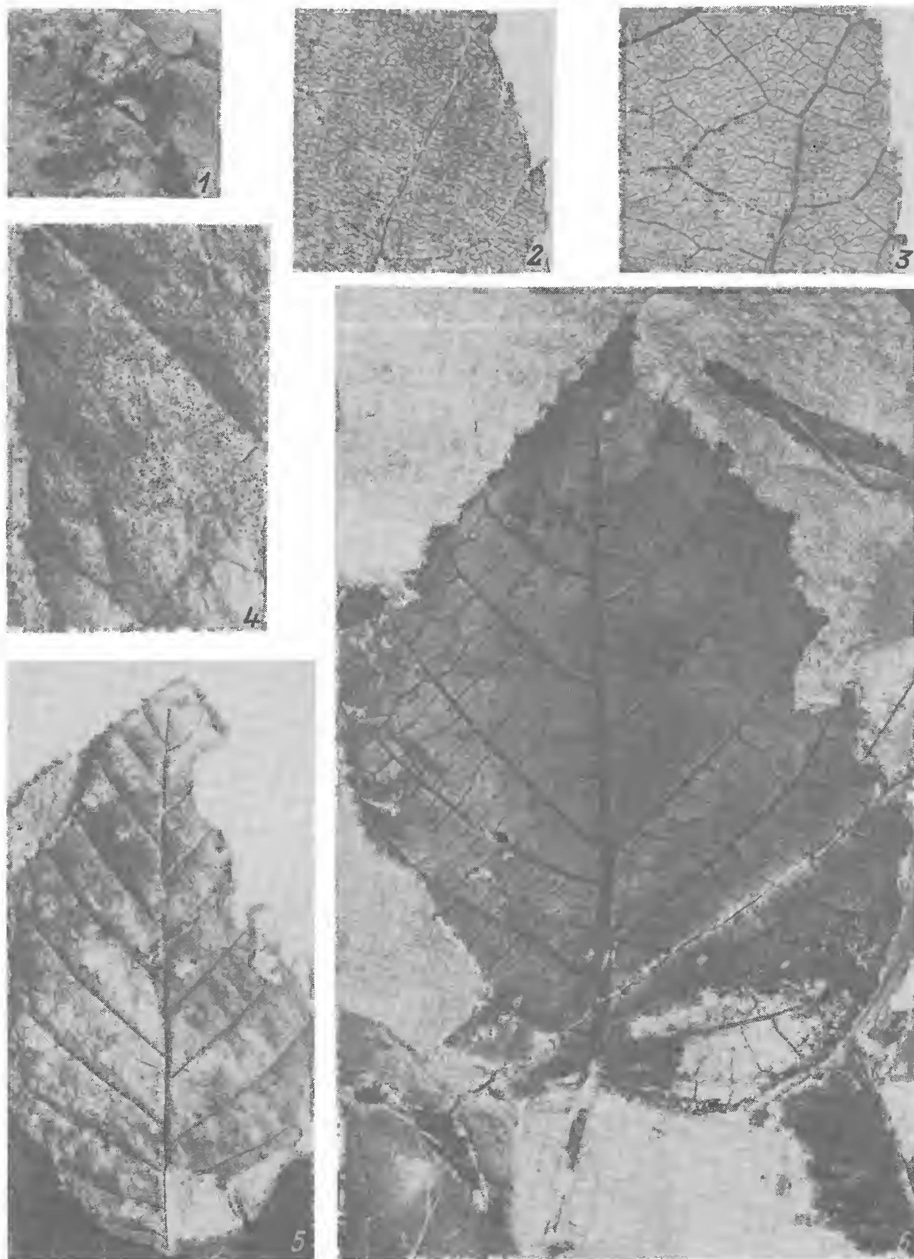


Таблица I.

1, 4—6 — *Alnus beringiana*, Западная Камчатка, р. Снатол, палеоцен—нижний эоцен, колл. БИН 960-7, образцы 3395 (*1*), 3317 (*4, 5*), 3447 (*6*): *1* — плодущие сережки; *4* — край листа, × 3; *5* — лист группы *Б*; *6* — лист группы *А*. *2* — *A.japonica*, край листа, × 3; *3* — *A.subcordata*, край листа, × 3.

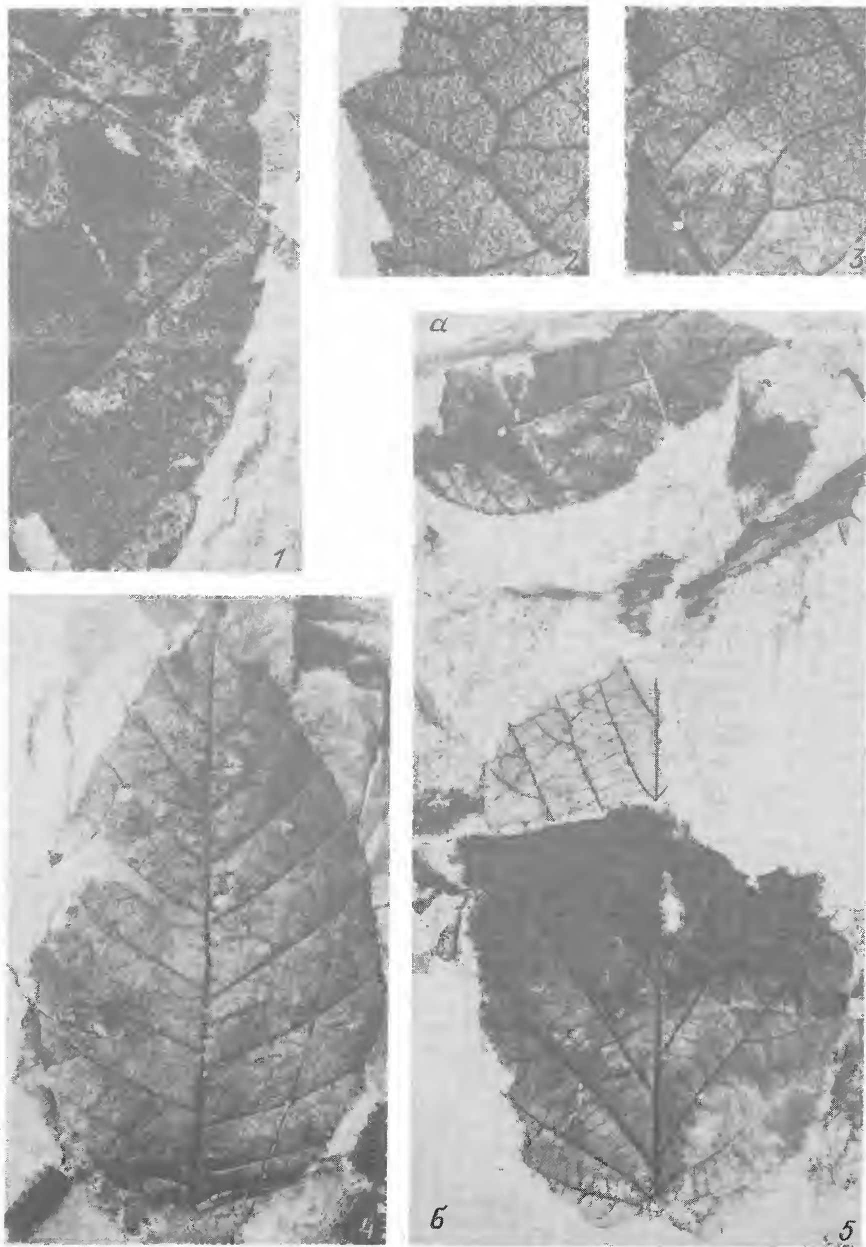


Таблица II.

1, 3—5 — *Alnus beringiana*, колл. БИН 960-7, образцы 3420 (*1*), 3425 (*3*), 3416 (*4*), 3425 (*5*): *1* — край листа, × 3; *3* — третичное жилкование, × 3; *4, 5а* — группа *Б, 5б* — группа *А*. *2* — *A.japonica*, край листа, × 3.

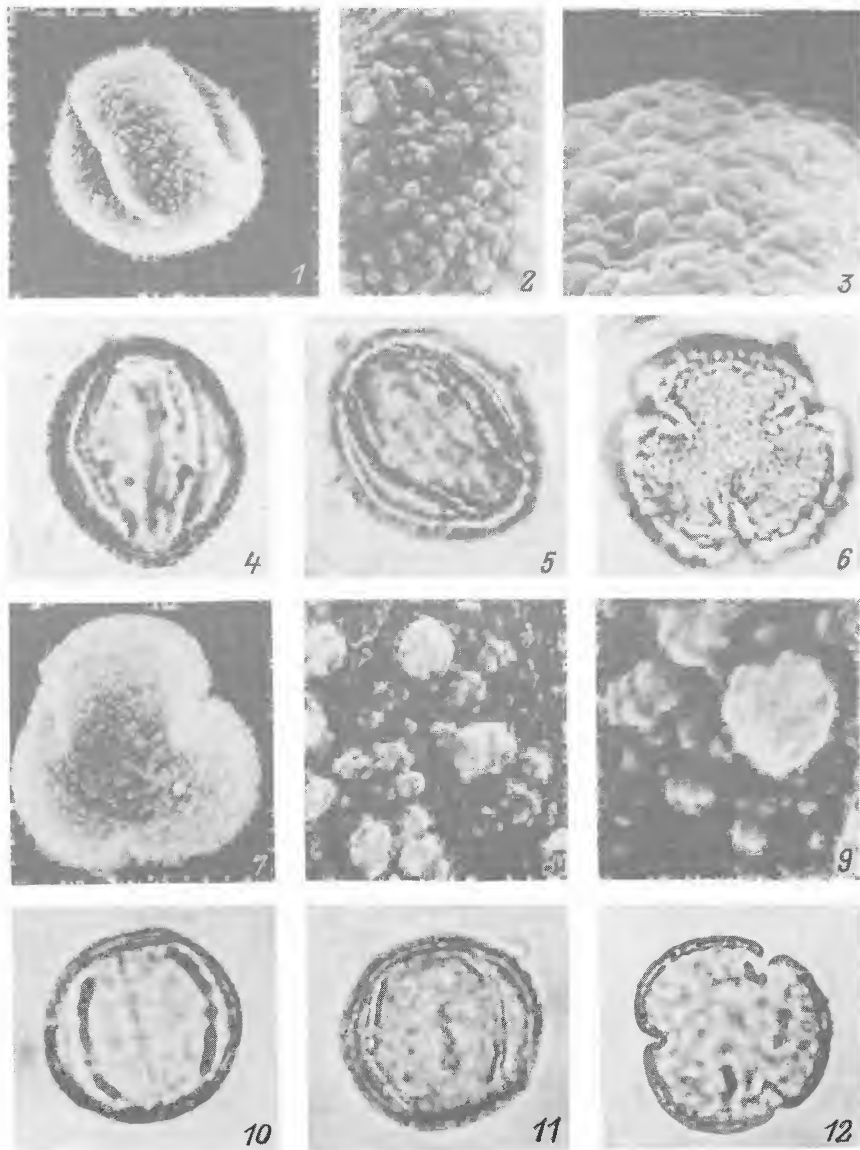


Таблица I.

Quercus robur (*1—6*): *1* — вид с экватора, × 1500 (СЭМ); *2* — скульптура, × 4000 (СЭМ); *3* — скульптура, × 10 000 (СЭМ); *4, 5* — вид с экватора, × 1000 (СМ); *6* — вид с полюса, × 1000 (СМ). *Q.pubescens* (*7—12*): *7* — вид с полюса, × 1500 (СЭМ); *8* — скульптура, × 10 000 (СЭМ); *9* — скульптура, × 20 000 (СЭМ); *10, 11* — вид с экватора, × 1000 (СМ); *12* — вид с полюса, × 1000 (СМ).

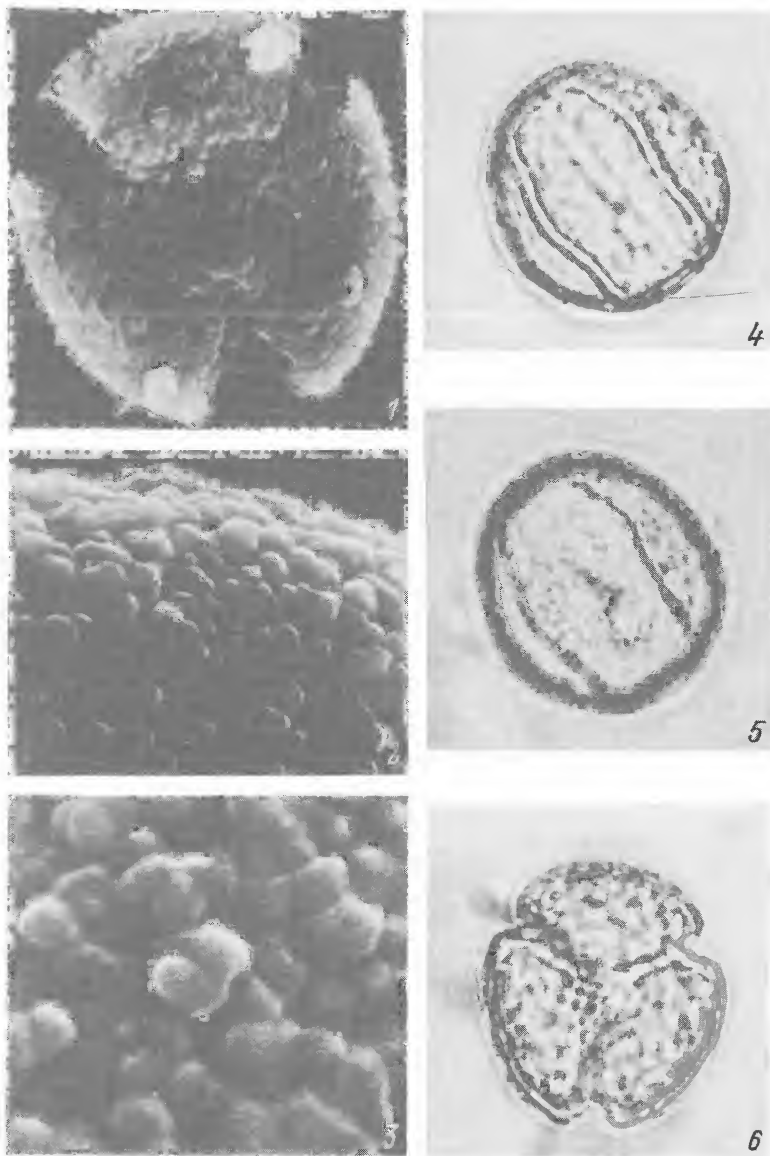
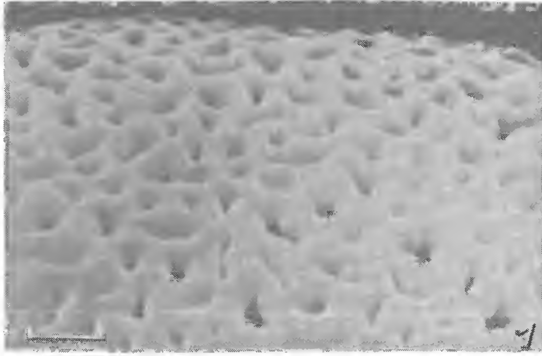
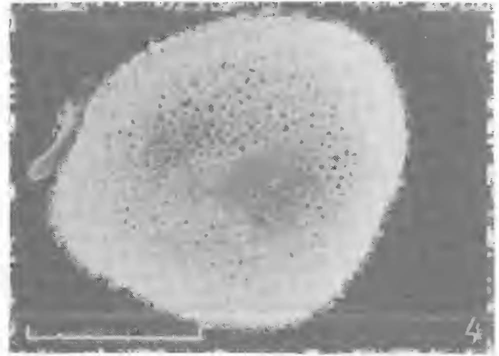
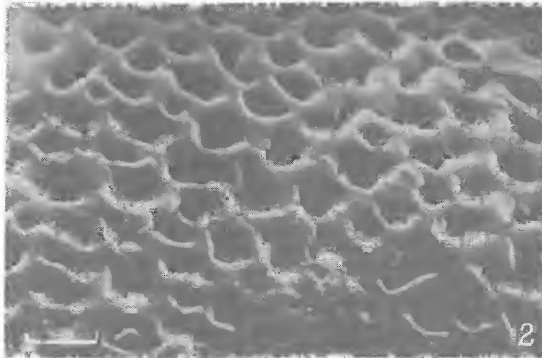


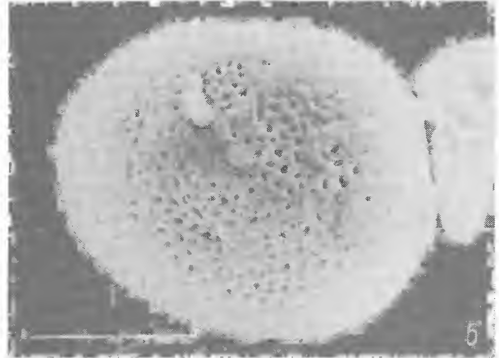
Таблица II.

Quercus petraea (1—6): *1* — вид с полюса, × 1500 (СЭМ); *2* — скульптура, × 6000 (СЭМ); *3* — скульптура, × 12 000 (СЭМ); *4, 5* — вид с экватора, × 1000 (СМ); *6* — вид с полюса, × 1000 (СМ).









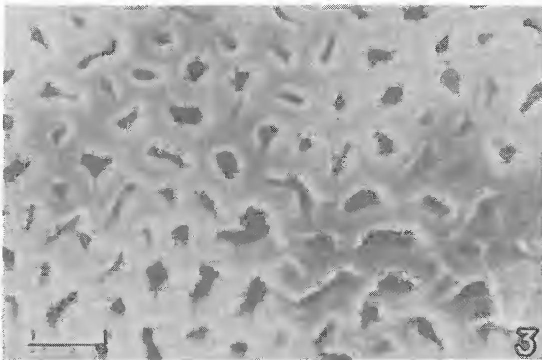




Таблица. Рецентная пыльца *Phoenix dactilifera* (*1, 2, 4, 5*) из Аравии и пыльца *Phoenix* sp. (*3, 6*) из раскопок городища Райбун.

1—3 — скульптура поверхности пыльцевых зерен, × 15 000; *4—6* — общий вид пыльцевых зерен, × 3600.

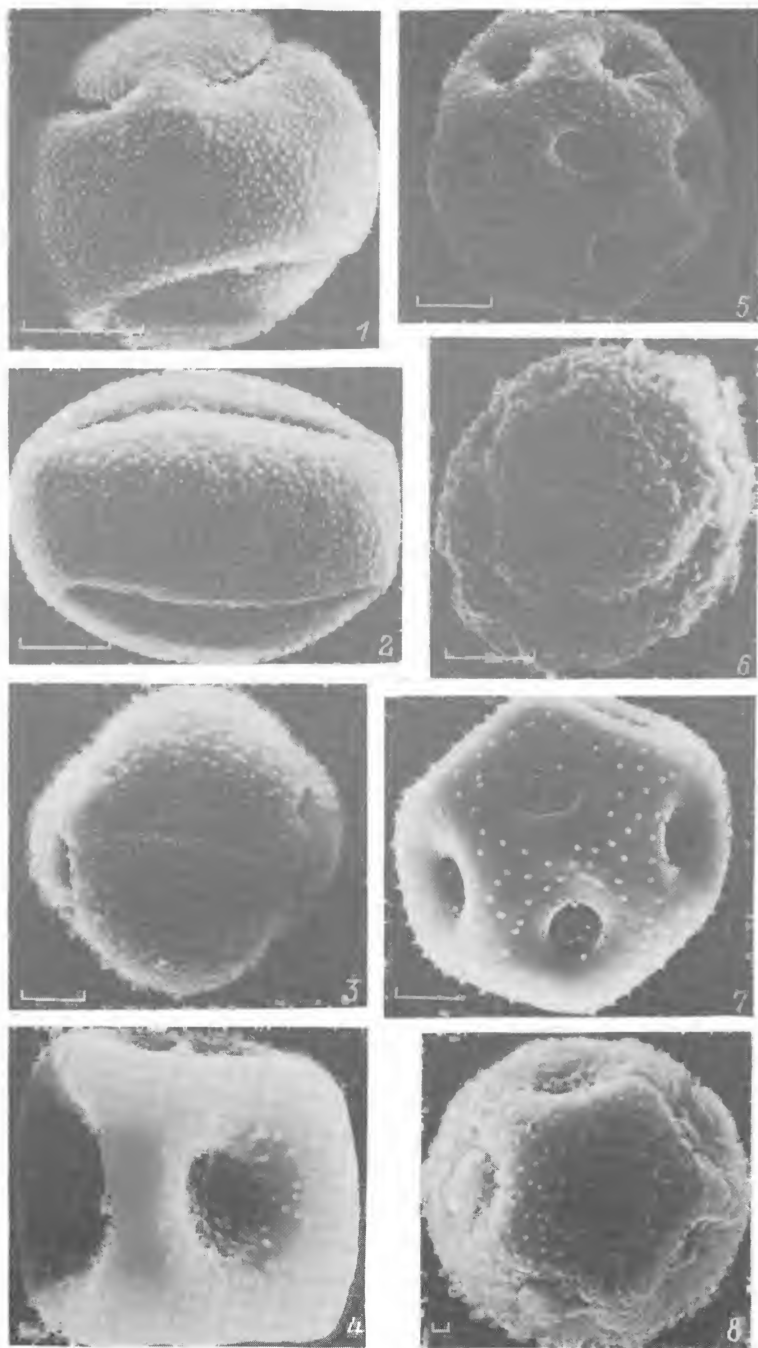


Таблица I.

1 — *Spergularia marina*, *2* — *Spergula morisonii*, *3* — *S.arvensis*, *4* — *Herniaria polygama*, *5* — *Stellaria uliginosa*, *6* — *Sagina saginoides*, *7* — *Scleranthus perennis*, *8* — *Bufonia tenuifolia*. Масштабная линейка: *1—3*, *5—7* — 5; *4*, *8* — 1 мкм.

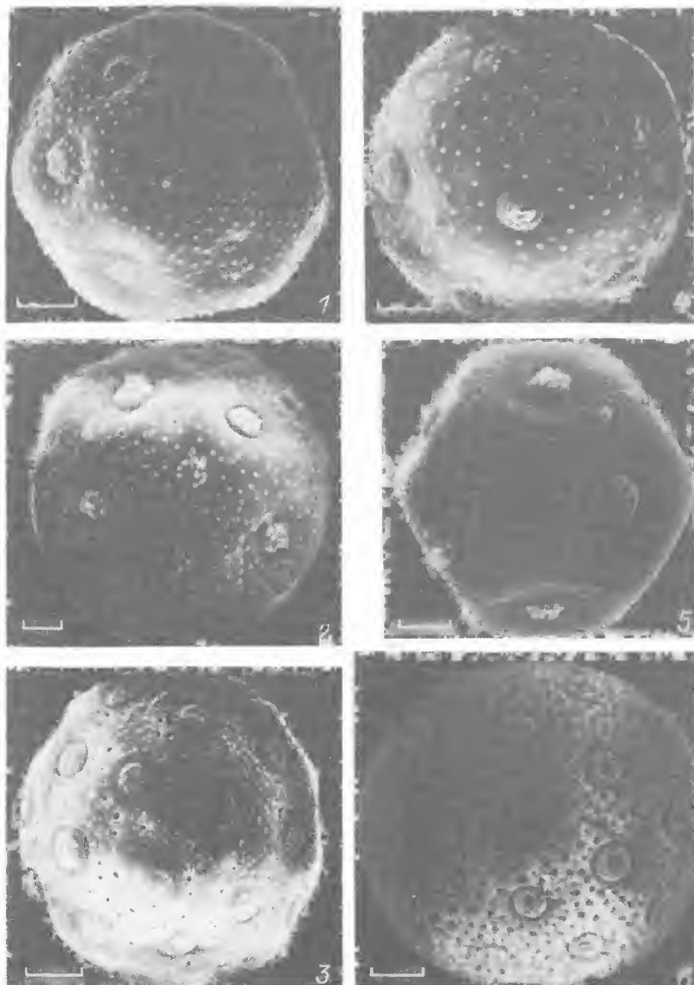


Таблица II.

1 — *Cucubalus baccifer*, *2* — *Silene jindžillii*, *3* — *Coccyganthe floscuculi*, *4* — *Dianthus laevigatus*, *5* — *Gypsophila collina*, *6* — *Pleconax subconica*. Масштабная линейка: *1*—*6* — 5 мкм.

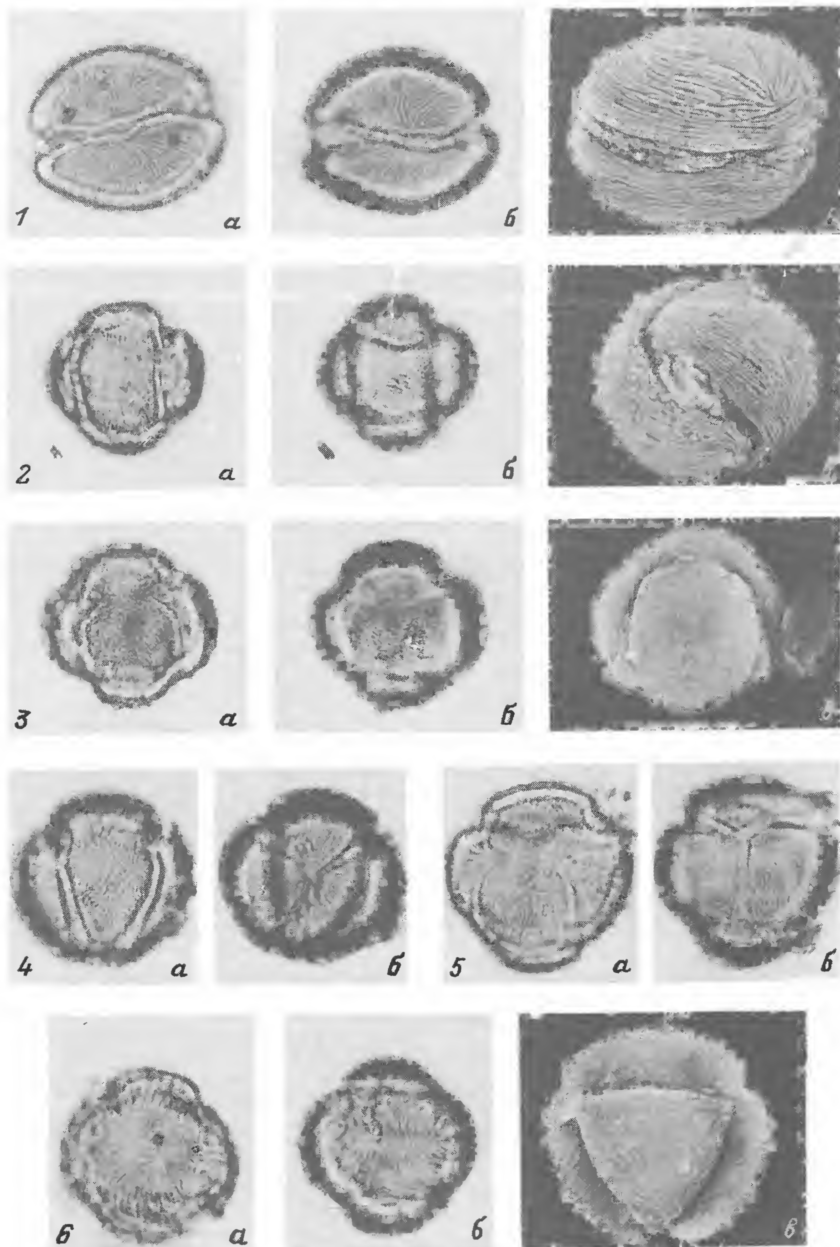


Таблица I. Отклоняющиеся формы пыльцевых зерен рода *Acer* (цифровые обозначения форм соответствуют обозначениям, приведенным на рисунке).

1 — форма 1, *A.maybei*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ); *в* — общий вид (СЭМ). *2* — форма 2: *а* — *A.davidii*, верхний фокус; *б* — то же, нижний фокус (СМ); *в* — *A.reticulatum*, общий вид (СЭМ). *3* — форма 3: *а* — *A.fabrii*, верхний фокус; *б* — то же, нижний фокус (СМ); *в* — *A.ucurundense*, общий вид (СЭМ). *4* — форма 4, *A.urophyllum*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ). *5* — форма 5, *A.urophyllum*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ). *6* — форма 6: *а* — *A.buergerianum*, верхний фокус; *б* — то же, нижний фокус (СМ); *в* — *A.urophyllum*, общий вид (СЭМ).

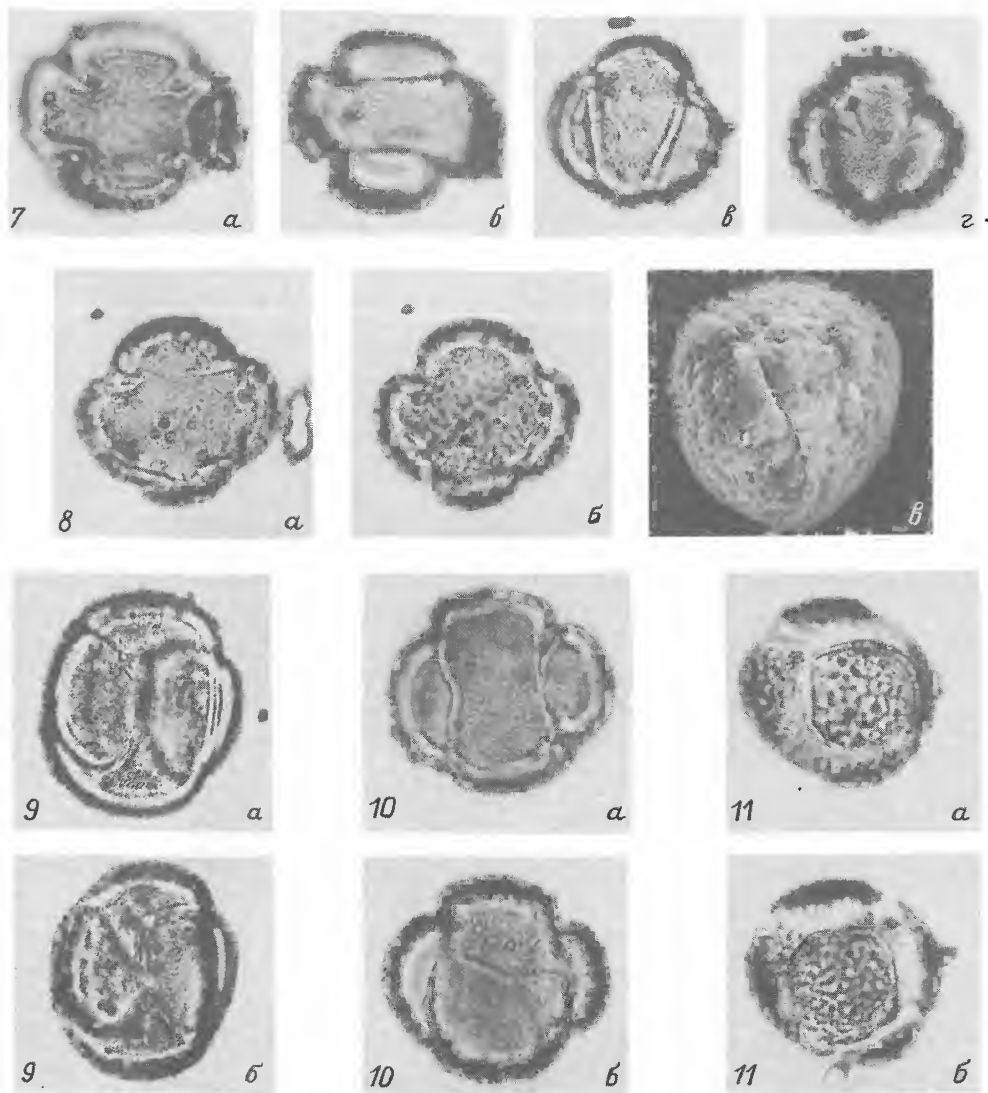


Таблица I (*продолжение*).

7 — форма 7: *а* — *A.urophyllum*, верхний фокус; *б* — то же, нижний фокус (СМ); *в* — *A.sinense* var. *concolor*, верхний фокус; *г* — то же, нижний фокус (СМ). *8* — форма 8, *A.californicum*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ); *в* — общий вид (СЭМ). *9* — форма 9, *A.tataricum*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ). *10* — форма 10, *A.ginnala*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ). *11* — форма 11, *A.negundo*: *а* — верхний фокус; *б* — нижний фокус (СМ).

К с. 87

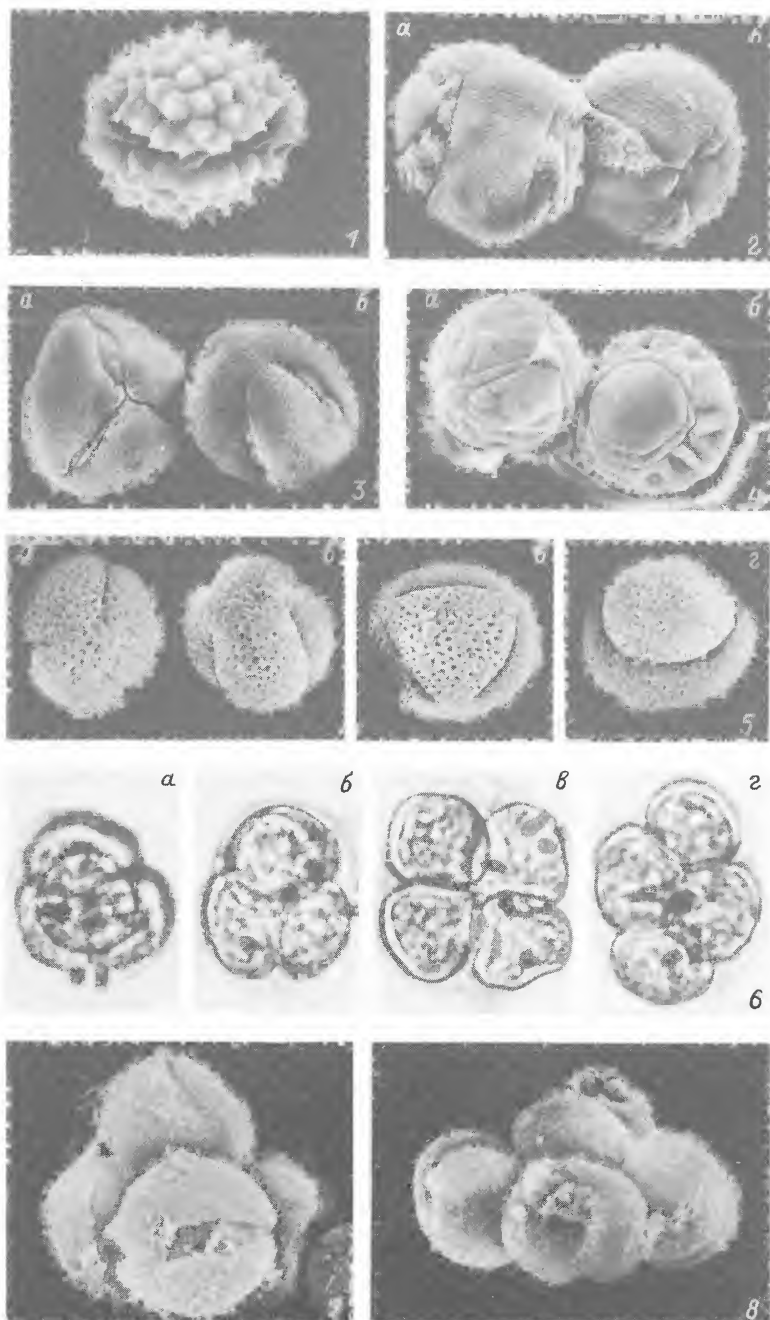


Таблица II. Отклоняющиеся формы пыльцевых зерен различных видов двудольных и тетрады рода *Acer*.

1 — *Haplopappus lanuginosus*: пыльцевое зерно формы 1 (СЭМ). *2* — *Lamium intermedium*: *а* — пыльцевое зерно формы 2; *б* — обычное пыльцевое зерно (СЭМ). *3* — *Hypericum elongatum*: *а* — пыльцевое зерно формы 6; — пыльцевое зерно формы 8 (СЭМ). *4* — *Viola suavis*: *а* — обычное пыльцевое зерно; *б* — пыльцевое зерно формы 9 (СЭМ). *5* — *Buxus hildebrantii*: *а* — обычное пыльцевое зерно; *б* — пыльцевое зерно формы 8; *в* — пыльцевое зерно формы 6; *г* — пыльцевое зерно формы 9 (СЭМ). *6* — различные формы тетрад *Acer pseudoplatanus*: *а* — тетраэдрическая; *б* — перекрестная; *в* — квадратная, *г* — ромбическая (СМ). *7* — тетраэдрическая тетрада *A.maybei*, сложенная пыльцевыми зернами формы 1 (СЭМ). *8* — ромбическая тетрада *A.maybei*, сложенная пыльцевыми зернами формы 1 (СЭМ).

СОДЕРЖАНИЕ

---

* Статьи палинологического характера, отмеченные звездочкой, посвящены памяти проф. Г.Эрдтмана. Они подготовлены и публикуются по инициативе В.В.Украинцевой и В.И.Хомутовой (Палинологическая секция Российского ботанического общества)

Индекс
70056

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 11. 1—152